

Die pelagischen Rotatorien des Sempachersees,
mit spezieller Berücksichtigung
der Brachioniden und der Ernährungsfrage

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

von

CHRISTIAN ZIMMERMANN

aus Mühledorf (Solothurn)

1973

Band 36, Heft 2 (1974)

Birkhäuser Verlag Basel

Die pelagischen Rotatorien des Sempachersees,
mit spezieller Berücksichtigung
der Brachioniden und der Ernährungsfrage

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

von

CHRISTIAN ZIMMERMANN

aus Mühledorf (Solothurn)

Separatabdruck aus Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie

Band 36, Heft 2 (1974)

Birkhäuser Verlag Basel

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
auf Antrag der
Herren Professoren Dr. R. GEIGY und Dr. H. AMBÜHL
Basel, den 6. März 1973
Prof. Dr. M. EICHLER, Dekan



Die pelagischen Rotatorien des Sempachersees, mit spezieller Berücksichtigung der Brachioniden und der Ernährungsfrage

Von CHRISTIAN ZIMMERMANN

Zoologisches Institut der Universität Basel

Manuskript eingegangen am 19. Sept. 1974

ABSTRACT

The pelagic Rotifers of the mesotrophic lake of Sempach (Switzerland) were investigated qualitatively and quantitatively from 1969 to 1971. The Rotifer reproduction rate was highest from spring until early summer, with peaks of 0.86 million individuals below 1 dm² in 1969, and 0.92 in 1970. During summer stratification, production was comparatively low. During both years *Keratella cochlearis* made up on an average of 50% of the total number of Rotifers. *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* and *Kellicottia longispina* reproductive rates were calculated, using the egg ratio method of Edmondson. The highest yearly rates of the three species were noted in spring at a depth of 0 to 5 m. From spring until early summer in 1970, 88% of the biomass of the first large phytoplankton peak were nannoplankton, 70% of which consisted of Cryptophyceae and Chrysophyceae from the end of April until the middle of June. During the investigation of the three Brachionidae, inquiries into the food relation of nannoplankton algae showed close relations to these algae groups and more over to μ -algae. In spring the Chrysophyceae *Erkenia subaequiciliata* seems to be the most important food for the three Rotifer species.

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung und Problemstellung	206
2. Methoden und Technik	207
2.1 Probenahme	207
2.2 Chemische und physikalische Bestimmungsmethoden	208
2.3 Probenaufbereitung und Zählungen	209
2.4 Statistik	209
3. Resultate aus den physikalisch-chemischen Untersuchungen	212
3.1 Thermik	212
3.2 Sauerstoff, pH-Wert, SBV	214
4. Die pelagischen Rotatorien	215
4.1 Artenliste	215
4.2 Bemerkungen zu den Arten	216
4.2.1 Häufige Arten	218
4.2.2 Selten auftretende planktische Arten und eingeschwemmte Litoralformen	235

4.3	<i>Produktionsvergleiche</i>	235
4.31	Qualitative Vergleiche	235
4.32	Quantitative Vergleiche	237
4.33	Die Gesamtproduktionskurve	237
4.34	Prozentuale Verteilung in den Fängen	241
4.35	Räumliche Verteilung	242
4.36	Qualitative Vergleiche mit früheren Jahren	242
4.4	<i>Diskussion</i>	243
5.	Populationsdynamische Untersuchungen an <i>Keratella cochlearis</i>, <i>Keratella quadrata</i> und <i>Kellicottia longispina</i>	246
5.1	<i>Berechnung der Reproduktionsrate</i>	246
5.11	Beziehung zwischen Reproduktionsrate, Eirate und Populationsdichte	248
5.12	Fehlermöglichkeiten bei der Berechnung der Reproduktionsrate	248
5.2	<i>Beschreibung der Resultate</i>	249
5.21	Vergleich der Arten	249
5.22	Die einzelnen Arten	255
5.23	Räuber-Beute-Beziehung zwischen <i>Asplanchna priodonta</i> und den beiden Keratellen <i>K. cochlearis</i> und <i>K. quadrata</i>	258
5.3	<i>Diskussion</i>	259
6.	Das Phytoplankton	265
6.1	<i>Artenliste</i>	265
6.2	<i>Das Phytoplankton im Jahresverlauf</i>	265
6.21	Prozentuale Verteilung der Biomasse auf die Tiefenstufen	265
6.22	Gesamtbiomasse und Sichttiefe	268
6.23	Der Anteil von Netz- und Nannoplankton	268
6.24	Prozentualer Biomassenanteil der Algengruppen	269
6.3	<i>Diskussion</i>	275
7.	Nahrungsbeziehungen der Brachioniden <i>Keratella cochlearis</i>, <i>Keratella quadrata</i> und <i>Kellicottia longispina</i> zu Nannoplanktonalgen	278
7.1	<i>Das Nahrungsspektrum der Brachioniden (Literaturzusammenstellung)</i>	279
7.2	<i>Vergleiche zwischen Reproduktionsraten der drei Brachioniden und Biomassen von Nannoplanktonalgen</i>	280
7.21	Graphische Auswertung	281
7.22	Korrelationsberechnungen	283
7.3	<i>Diskussion</i>	287
8.	Schlussdiskussion	291
9.	Zusammenfassung	294
	Literaturverzeichnis	297

1. Einleitung und Problemstellung

Rotatorien finden bei limnologischen Untersuchungen im allgemeinen geringe Beachtung, obwohl sie bei einigen, in Eutrophierung begriffenen Seen des schweizerischen Mittellandes wie auch in Alpenrandseen durch ihr massenhaftes Auftreten im Stoffkreislauf der Gewässer produktionsbiologisch ins Gewicht fallen können.

Der Sempachersee, an dem vorliegende Untersuchungen durchgeführt wurden, hat in den letzten Jahrzehnten einen Eutrophierungsprozess durchlaufen. PERRET [47], der erstmals die Nährstoffverhältnisse und den Chemismus des Pelagials untersuchte, kommt zum Schluss, dass der See heute als meso-eutroph anzusprechen ist. Angaben über Lage, hydrographische Verhältnisse und Morphologie des Gewässers liegen in mehreren Arbeiten vor [2, 13, 22, 26, 41, 47]. Das Zooplankton des Sees

wurde erst auf Crustaceen hin eingehender untersucht [22, 23, 68], während die pelagische Rädertierfauna, abgesehen von einigen wenigen Angaben [13, 22, 26], noch unbearbeitet ist.

Ziel dieser Arbeit soll sein, neben einer Bestandesaufnahme der im Sempachersee vorkommenden Arten die räumliche und zeitliche Verteilung der pelagischen Rotatorien aufzuzeigen. Zum andern wird mit der Untersuchung des Phytoplanktons beabsichtigt, die trophischen Beziehungen zur planktischen Rädertierfauna zu finden. Bei drei im Jahresverlauf dominanten Arten (*Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata* und *Kellicottia longispina*) werden populationsdynamische Untersuchungen vorgenommen, verbunden mit der Absicht, über einen Vergleich von Reproduktionsraten und Biomassen von Nannoplanktonalgen Nahrungsbeziehungen aufzudecken. Ausserdem wird soweit wie möglich auf die qualitative und quantitative Beeinflussung der Rotatorienfauna durch die Eutrophierung eingegangen.

2. Methoden und Technik

2.1 Probenahme

Während der ersten zwei Untersuchungsjahre erfolgte im Bereich der tiefsten Seestelle (maximale Seetiefe 87 m; I in Abb. 1), 1969 von Frühling bis Vorsommer ungefähr alle zwei Wochen, von anfangs Juli bis November in unregelmässigen Zeitabständen, 1970 alle vierzehn Tage, eine Probenahme des *Rotatorienplanktons*. Um einen zu grossen Arbeitsaufwand beim Auszählen zu verhindern, wurden die 31 mit einer Friedinger-Schöpfflasche zu 2 Litern Inhalt eingebrachten Punktfänge nach folgendem Fangmodus zu 8 Mischproben zusammengelegt:

Tiefenstufe	Mächtigkeit der Wasserschicht m	Mischprobe aus m			
I	0–5	1	3	5	
II	5–11	5	7	9	11
III	11–17	11	13	15	17
IV	17–23	17	19	21	23
V	23–29	23	25	27	29
VI	29–44	29	34	39	44
VII	44–59	44	49	54	59
VIII	59–80	59	66	73	80

Von Mitte Mai bis anfangs Juli 1971 wurden an einer dem Ufer näher gelegenen Seestelle (27,5 m Seetiefe; II in Abb. 1), unmittelbar bei einem festverankerten Floss, aus 2, 5, 10 und 20 m Proben in 6- bzw. 3-Tage-Intervallen, vom 24. Mai an in unregelmässigen Zeitabständen, entnommen. Ergänzend dazu wurden Profilfänge durchgeführt (von 0 bis 27 m alle 2 m ein Schöpfflaschenfang zu 2 Liter).

Alle pro Probe geschöpften Wassermengen wurden sofort nach dem Fang auf dem See schonend filtriert und formfixiert.

Der verwendete Filter bestand aus einer Plexiglasröhre, in die Nylongaze (Nr. 25T, 45 μ Maschenweite, Schweiz. Seidengazefabrik AG, Thal) eingespannt war. Er wurde in ein mit

Brunnenwasser gefülltes Gefäß gestellt, so dass über der Filterfläche während des ganzen Filtriervorganges etwa 5 cm Wasser stand; damit wurde ein Aufprallen des Planktons vermieden. Anschließend wurde das angereicherte Plankton in Zweilitergläser überführt, die Filterfläche gut gespült und portionenweise 10prozentiges Formol zugegeben, bis eine 4prozentige Lösung vorlag. Zusätzlich wurden ein paar Tropfen Netzmittel beigemischt (Lissin, Firma Ciba-Geigy). Der Verlust an Eiern bei eiertragenden Rotatorienarten konnte so möglichst klein gehalten werden.

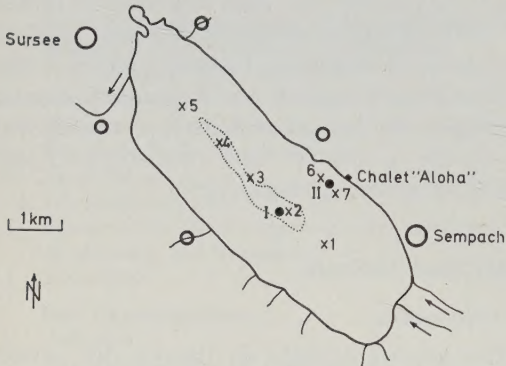


Abb. 1. Sempachersee mit Probenahmestellen, I Bereich der tiefsten Seestelle, II «Floss»; x 1–7 Entnahmestellen von Proben zur statistischen Prüfung der horizontalen Verteilung einiger Rotatorienarten (vgl. Abb. 2).

Fig. 1. Sempachersee with sampling sites, I field of the greatest depth of the lake, II place of the 'float'; x 1–7 sampling sites for the statistical examination of the horizontal distribution of some Rotifer species (compare with Fig. 2).

Zu jeder quantitativen Fangserie wurden Schliessnetzfüge eingebracht (Netz mit 45 μ Maschenweite); während der Sommerstagnation je ein Fang ungefähr im Epilimnion, zwei im Hypolimnion.

Zur *Phytoplankton*untersuchung wurden von den Mischproben jeweils vor der Filtration des Rotatorienplanktons 100 ml Seewasser abgezweigt und nach der Methode von UTERMÖHL [69] zur Zählung vorbereitet. 1969 wurden am 13. Mai erstmals Phytoplanktonproben eingebracht; 1970 erfolgten nur monatlich Probenahmen in allen Tiefenstufen; ansonsten zwischen 0 m und 17 m Tiefe.

Proben für die *chemischen* Untersuchungen (Sauerstoff, SBV, pH) wurden 1970 monatlich aus 0, 2, 5, 7,5, 10, 15, 20, 30, 40, 60 und 80 m sowie unmittelbar über dem Seegrund entnommen (1969 wurden nur dreimal Proben zur Sauerstoffbestimmung geholt: September, Oktober, November).

2.2 Chemische und physikalische Bestimmungsmethoden

Die Temperatur wurde mit einem Tiefsee-Kippthermometer (VEB Thermometerwerk Geraberg) gemessen.

Die Sichttiefenmessung erfolgte mit der Secchi-Scheibe.

Die Sauerstoffbestimmung wurde nach der Methode von Winkler (Vorschrift der EAWAG) durchgeführt. Die Sättigungskonzentrationen wurden nach der Tabelle von Truesdale, Downing und Lowden aus SCHWÖRBEL [63] errechnet (Tab. 2, S. 217).

Kohlensäurebestimmung: Analytisch erhobene Kohlensäurewerte wurden nach der Anweisung in SCHWÖRBEL [63] titrimetrisch auf dem See, später nach einer Vorschrift der EAWAG potentiometrisch im Labor in Basel erhalten. Da erstere Bestimmung aber zu ungenau, die zweite wegen der zu langen Standzeit zwischen Probeentnahme und Probeverarbeitung bereits mit Fehlern behaftet war, wird auf eine Darstellung der Werte verzichtet.

Die pH-Bestimmung wurde mittels eines elektrischen pH-Meters (Firma Knick, Berlin¹⁾ direkt auf dem See vorgenommen, während das Säurebindungsvermögen im Labor in Basel nach der Vorschrift in SCHWÖRBEL [63] bestimmt wurde.

2.3 Probenaufbereitung und Zählungen

Das fixierte *Rotatorienplankton* gelangte im Labor mindestens 12 Stunden zur Sedimentation und wurde anschliessend angereichert. Um Verluste beim Anreichern zu vermeiden, wurde die dekantierte Wassermenge noch einmal filtriert (junge Rädertiere, vor allem Polyarthren, fanden sich häufig im Oberflächenhäutchen). Die Proben wurden mit dem umgekehrten Mikroskop nach Utermöhl (M40, Firma Wild, Heerbrugg) in Röhrenverbundkammern (M40-Zubehör für Planktonuntersuchungen) in der Regel total, bei grosser Individuendichte nur ein repräsentativer Teil, ausgezählt. Die äusserst dichten Proben vom Vorsommer 1970 gelangten mit Hilfe einer Stempelpipette (250 ml Inhalt) zur Auszählung.

Das fixierte *Phytoplankton* wurde wie üblich im Umkehrmikroskop ausgezählt. 50 ml Röhrenverbundkammern erwiesen sich für alle Planktondichten als hinreichend. Nach dem Vorschlag von UTERMÖHL [69] wurden Teilzählungen in Form von Diametralzählungen vorgenommen. Da das Sediment auf dem Bodenglas selten homogen verteilt war, konnten mit dieser Methode planktonärmere und planktonreichere Zonen erfasst werden. Mit dem 50 $\times$ -Objektiv (Vergrösserung 750mal) konnten auch μ -Algen sicher erkannt werden.

2.4 Statistik

Für die statistische Sicherung der *Rotatorien*-Zählungen wurde die Formel angewandt, die Lund, Kipling und Le Cren (1958) sowie Javornicky (1958; beide Arbeiten zitiert in NAUWERCK [36]) aufstellten.

Gleichmässige Verteilung vorausgesetzt, ist der Fehler (= Abweichung des wahren Wertes n_0 vom Zählwert n) mit einer statistischen Sicherheit von 95% nicht grösser als:

$$f_{\max} = \pm 2 \cdot \frac{100}{\sqrt{n}} [\%].$$

Dies bedeutet, dass bei $n = 25$ die Fehlerbreite $\pm 40\%$, bei $n = 100 \pm 20\%$ und bei $n = 10000 \pm 2\%$ beträgt.

Im Winter 1970 (Januar bis April) wurde von den häufigsten Arten (*Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina*, *Polyarthra vulgaris*), selbst bei doppelt geschöpfter Wassermenge pro Mischprobe, nur selten die Fehlerbreite $\pm 40\%$ unterschritten. Im Frühling bis Vorsommer lag die Fehlerbreite 1969 wie 1970 in den Oberflächenschichten (Tiefenstufe I und II) bei fast allen vorkommenden Arten unter $\pm 20\%$, unterhalb 11 m Wassertiefe nur noch bei den individuenreichen Arten unter diesem Prozentsatz, meist aber zwischen $\pm 40\%$ und $\pm 20\%$. Während der Sommerstagnation bis zum Jahresende lag sie in den zwei obersten Tiefenstufen für *Keratella cochlearis*, mit einer Ausnahme (23. Dezember 1970), immer unter $\pm 10\%$, das heisst es wurden stets über 500 Individuen ausgezählt. *Keratella quadrata* und *Kellicottia*

¹⁾ Das pH-Meter wurde freundlicherweise von der Firma Bittmann, Basel, zur Verfügung gestellt. Es sei an dieser Stelle Herrn H. Reinhardt für seine Bemühungen herzlich gedankt.

longispina erreichten nicht die gleiche Dichtekonstanz (Fehlerbreiten zwischen $\pm 40\%$ und etwas unter $\pm 20\%$). Für die Sommerformen lagen die Fehlerbreiten in der Zeitspanne ihrer intensivsten Entwicklung immer unter $\pm 20\%$, meistens unter $\pm 10\%$. In den Proben II–VIII waren in dieser Periode bei allen Arten stets nur wenige Tiere zu finden (Fehlerbreite meistens über $\pm 40\%$).

Bei den drei im Frühling bis Vorsommer 1971 auf ihre Verteilung hin untersuchten Arten (*Keratella cochlearis*, *K. quadrata* und *Kellicottia longispina*) ergaben sich für die jeweils total ausgezählten Fänge folgende Fehlerbreiten: 2 m Tiefe mit wenigen Ausnahmen unter $\pm 20\%$; 5 m Tiefe meist um $\pm 20\%$, in einigen Fällen aber bis über $\pm 40\%$; 10 m Tiefe nur noch bei *Kellicottia longispina* um $\pm 20\%$, bei den zwei andern Arten mit wenigen Ausnahmen bereits über $\pm 40\%$; 20 m Tiefe nur noch bei *Kellicottia longispina* stets mindestens $\pm 40\%$. Um auch für die beiden andern Arten in den Tiefen 10 m und 20 m eine höhere statistische Sicherheit zu erhalten, hätten jeweils unverhältnismässig grosse Wassermengen geschöpft werden müssen.

UTERMÖHL [69] fordert, dass von jeder wichtigen *Phytoplankton*art einer Probe 100–200 Zellen bzw. Kolonien oder Fäden ausgezählt werden sollten, um statistische Sicherheit zu erhalten. Bei dem sich im Jahresverlauf ändernden *Phytoplankton*bild wurde dies für die jeweilig dominierenden Formen erfüllt, nicht aber für die vielen, weniger häufigen Arten. NAUWERCK ([36], S. 18) meint, wenn es weniger um die einzelne Art als um das Gesamtphytoplankton ginge, würden sich die Fehler für weniger häufige Arten gegenseitig aufheben und entscheidend für die statistische Sicherheit sei die Anzahl der überhaupt gezählten Einheiten. Die Fehlerbreite für die Geamtheit der gezählten Einheiten (Gesamtphytoplankton) lag in den drei obersten Tiefenstufen jeder Probeserie immer um $\pm 10\%$, meistens jedoch tiefer. Bei allen potentiellen Futteralgen wurde darauf geachtet, dass ihre Fehlerbreite $\pm 20\%$ nicht überstieg.

Neben dem durch die Zahl der tatsächlich ausgezählten Einheiten bedingten statistischen Fehler dürfte der Auszählfehler für die *Rotatorien* sehr klein ausgefallen sein, da mit Vergrösserungen von ungefähr 100mal gearbeitet wurde. Bei sehr viel Netzphytoplankton in den Proben (im Sommer Chlorophyceen, im Herbst bis Spätherbst Peridineen) lag dieser Fehler bei kleinen Rotatorienarten (zum Beispiel *Trichocerca rousseleti*, *Synchaeta kitina*, aber auch bei Formen in der Grössenordnung von *Keratella cochlearis*) wohl wesentlich höher. Für das *Phytoplankton* ergaben sich bei gewissen Nannoplanktonalgen ähnliche Schwierigkeiten, besonders bei den sehr dichten Proben im Frühling. Über die Grösse dieser Auszählfehler kann nichts ausgesagt werden.

Es stellt sich ausserdem die Frage, ob die von einer Seestelle erhaltenen Auszählwerte für das gesamte Pelagial repräsentativ sind. Nach ELSTER ([8], S. 251) sind, in bezug auf das Crustaceenplankton, «halb passive, halb aktive Bildungen von mehr oder weniger dichten und räumlich begrenzten Planktonwolken die Regel»; sie können unter anderem die Folge starker horizontaler Ausgleichsströme sein. Ursachen ungleichmässiger horizontaler Verteilung können innerhalb grösserer Gewässer ausser Planktonwolken auch lokale Jahresrhythmus- und Produktionsdifferenzen sein [9]. Trotz der relativ einheitlichen Morphologie des Sempachersees sind auch bei den *Rotatorien*, aus obengenannten Gründen, passiv entstandene örtliche Anhäufungen zu erwarten. Es kann demnach im Jahresverlauf weder mit einer einheitlichen

horizontalen noch mit einer einheitlich vertikalen Verteilung gerechnet werden. Das gleiche gilt auch für das *Phytoplankton*.

Um die horizontale Verteilung einiger *Rotatorien*arten zu prüfen, wurden Mitte Mai 1972 in der Längsachse des Sees an 5 Stellen je eine sowie in der unmittelbaren Umgebung des Flosses zwei Proben (je 2 Liter) aus 2 m Tiefe entnommen (Abb. 1, Nr. 1-7).

Tabelle 1. Individuenzahlen und Eiraten von 4 Rotatorienarten in 7 Zweiliterproben aus 2 m Tiefe (17. Mai 1972).

Table 1. Number of individuals and egg ratios of four Rotifer species from 7 samples of two liters from a depth of 2 m (May 17 1972).

	Individuenzahlen			Eiraten (Eizahl/Individuenzahl)		
	max.	min.	$\bar{x}$	max.	min.	$\bar{x}$
<i>K. cochlearis</i>	185	121	151,9	0,66	0,54	0,59
<i>K. quadrata</i>	163	92	135,3	0,58	0,45	0,52
<i>Kellicottia</i>	594	256	429,1	0,71	0,52	0,61
<i>Asplanchna</i>	366	57	240,4			

In Abb. 2 wird die Verteilung der vier untersuchten Arten in den 7 total ausgezählten Proben aufgezeigt. Dargestellt sind die Prozentanteile jeder Probe am Gesamttotal der in allen Fängen ausgezählten Individuen. Gemäss den Chi-Quadrat-Tests ist keine Art in den 7 Proben homogen verteilt; auch *Keratella cochlearis* nicht, die noch am ehesten eine gleichförmige Verteilung erwarten liesse. *Kellicottia* und *Asplanchna* zeigen bei den verschiedenen Meßstellen zum Teil beträchtliche Unterschiede.

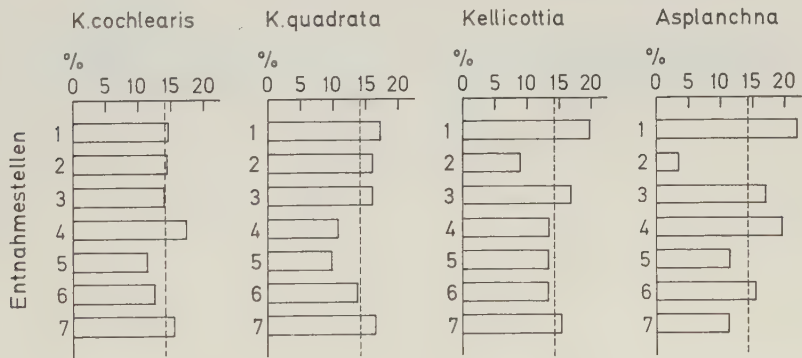


Abb. 2. Statistische Prüfung der Horizontalverteilung von vier Rotatorienarten (Erläuterung zur Abbildung im Text).

Fig. 2. Statistical examination of the horizontal distribution of four Rotifer species (explanation to this figure in the text).

Ebenfalls mit dem Chi-Quadrat-Test wurde bei den drei Brachioniden untersucht, ob die Anzahl der in den Proben gezählten Eier zu den entsprechenden Individuenzahlen bei allen 7 Entnahmestellen das gleiche Verhältnis zeigt. Es besteht bei keiner

Art ein signifikanter Unterschied, das heisst trotz der nicht homogenen Verteilung der Individuen sind proportional zu den in den einzelnen Fängen gefundenen Tieren stets ungefähr gleich viele Eier vorhanden.

Beim *Phytoplankton* können nach PAVONI [41] je nach Planktonform und Situation der Witterung verschieden dichte Ansammlungen von Organismen entstehen. Vor allem gut bewegliche Flagellaten (zum Beispiel *Phacotus*) können Schwärme bilden, während fädige Formen (zum Beispiel *Oscillatoria*) homogener verteilt sind.

3. Resultate aus den physikalischen und chemischen Untersuchungen

3.1 Thermik

Ein Vergleich der Temperaturdaten von 1969 und 1970 (Abb. 3) mit denjenigen von PERRET [47] aus den Jahren 1967–1969 ergibt einen guten Überblick auf Temperatur- und Schichtungsverhältnisse des Sempachersees: Dieser durchläuft im Winter oder Frühling eine mehr oder weniger lang andauernde Periode der Vollzirkulation, während im Herbst oder Spätherbst die Wassermassen in der Regel nicht bis zum Seegrund umgeschichtet werden (Herbstteilzirkulation). Eine Stagnationsperiode im Winter, mit inverser Temperaturschichtung, kann je nach Wetterentwicklung ausbleiben, wenn die totale Umschichtung früh einsetzt und lange andauert ([47], vgl. dazu Winter 1967/68). Andererseits wird die Vollzirkulation im Frühling, wenn Perioden mit starken Winden fehlen (lange andauernde Winterstagnation), nur kurze Zeit wirksam, was auf die Versorgung des Tiefenwassers mit Sauerstoff einen verhängnisvollen Einfluss hat (vgl. 3.2). Zur Bildung einer Eisdecke im Pelagial kommt es nur in aussergewöhnlich strengen Wintern.

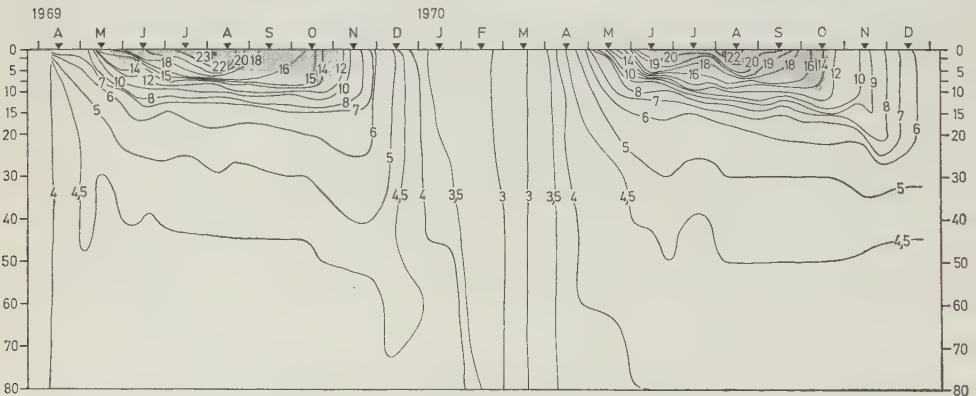


Abb. 3. Isothermen (°C) 1969, 1970; der Punktraster gibt die ungefähre Ausdehnung des Epilimnions an.

Fig. 3. Isotherms (°C) in 1969 and 1970; the dotted screen indicates the approximate elongation of the epilimnion.

1969 folgte auf eine lang andauernde Winterstagnation nur eine kurze Zeitspanne totaler Umschichtung. Eine erste, länger dauernde Wärmeperiode liess bereits in der ersten Hälfte April die Wassertemperatur in den Oberflächenschichten

ansteigen. Eine kältere Periode in der zweiten Monatshälfte verhinderte eine weitere Zunahme. Erst in der ersten Maihälfte stieg die durchschnittliche Temperatur zwischen 0 m und 5 m dank sommerlichem Wetter von $6,6^{\circ}\text{C}$ auf $12,5^{\circ}\text{C}$ an. Das Epilimnion schrumpfte dann aber infolge des kalten, veränderlichen Wetters im Juni wieder auf 2 m Mächtigkeit zusammen (Festlegung der unteren Begrenzung des Epilimnions nach der Sprungschichtdefinition von KUTSCHKE [33], die dort von Sprungschicht spricht, wo der Temperaturgradient $0,5^{\circ}\text{C}/\text{m}$ und mehr beträgt). Erst anfangs Juli begann die eigentliche Sommerstagnation mit stabilen Schichtungsverhältnissen. Die Herbstteilzirkulation setzte im November ein und reichte bis in eine Tiefe von etwa 40 m.

1970 fand sich eine Stagnationsperiode mit inverser Temperaturschichtung bis anfangs Februar, anschliessend eine Periode kräftiger Vollzirkulation bis Ende April. In der Zeitspanne Frühling bis Vorsommer stieg die Temperatur kontinuierlich an. Es wurde hier zwei Wochen später als 1969 eine Durchschnittstemperatur von über 10°C in 0–5 m erreicht. Von Mitte Juni an nahm das Epilimnion, abgesehen von einem Rückschlag Ende August, stetig an Mächtigkeit zu. Mitte Oktober waren Tage mit starken Winden zu verzeichnen, die eine Zirkulation bis in rund 15 m Tiefe bewirkten. Da bis zum Jahresende Perioden mit stärkeren Winden fehlten, blieb diese Schichtung bestehen.

Im Frühjahr 1971 (Probenahmestelle «Floss»; vgl. 2.1) setzte die Erwärmung im See noch früher ein als 1969. In 2 m wurde am 22. April bereits eine Temperatur von

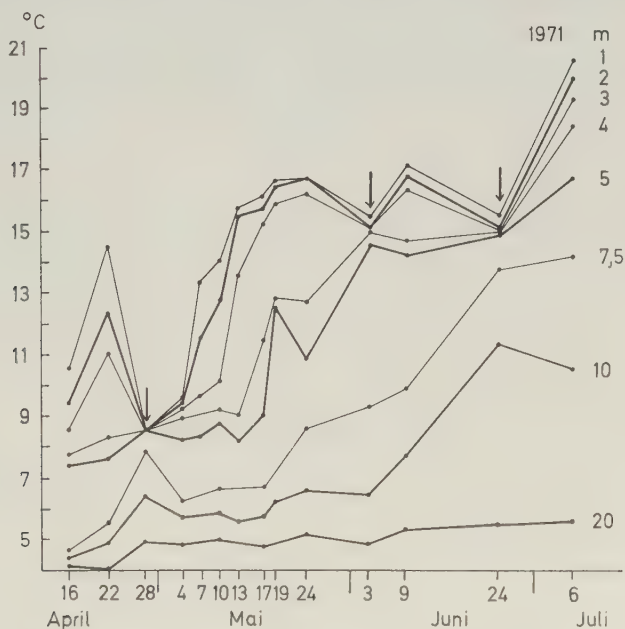


Abb. 4. Temperaturverlauf ($^{\circ}\text{C}$) von April bis Juli 1971, Probenahmestelle «Floss»; ↓ Homothermie bis in rund 5 m Tiefe.

Fig. 4. Temperature development ($^{\circ}\text{C}$) from April to July in 1971 at the sampling site 'float'; ↓ homothermic situation down to a depth of 5 m.

12,3°C, in 5 m von 7,6°C gemessen. Gemäss den Wetterdaten der Station Luzern²⁾ und eigenen Beobachtungen wechselten windstille Perioden mit intensiver Einstrahlung und Kühlwetterperioden mit starken bis stürmischen Winden ab. Damit verbunden war eine starke Erwärmung mit ausgeprägtem Temperaturgradienten bzw. für kurze Zeit eine gleichförmige Temperatur in den obersten Wasserschichten festzustellen. Aus Abb. 4 geht hervor, dass dreimal bis in rund 5 m Tiefe Homothermie erreicht wurde.

3.2 Sauerstoff, pH-Wert und SBV

Da der Sempachersee im Spätherbst in der Regel nur eine mehr oder weniger tief reichende Teilzirkulation durchläuft, sind Dauer und Intensität der Frühlingsvollzirkulation vorwiegend für das Ausmass des Sauerstoffeintrags in das Tiefenwasser massgebend. Die in der Tiefe vorhandene Sauerstoffreserve ist in der Regel zu Ende der Produktionsperiode aufgezehrt. Unmittelbar über dem Seegrund ist das Wasser zu diesem Zeitpunkt nahezu sauerstofffrei.

Zu Beginn der Produktionsperiode 1970 wurden am 1. Mai, nach der lange dauernden Vollzirkulation von Mitte Februar bis Ende April, in 80 m 10,9 mg O₂/l, über Grund (82,5 m) 10,2 mg O₂/l gemessen. 1968 fand sich am 22. April mit einem Wert von 9,3 mg O₂/l über Seegrund (82,7 m) eine ähnlich gute Ausgangslage (Messung von PERRET [47]). Vergleichsweise trat der See aber in andern Jahren wegen lang dauernder Winterstagnation und damit nur während kurzer Zeit wirksamer Frühlingsvollzirkulation bereits mit einem erheblichen Sauerstoffdefizit in die Sommerstagnationsperiode. Am 19. Mai 1969 fanden sich über Grund (84,9 m) 8,1 mg O₂/l vor (Messung von PERRET [47]). Nach der ersten Algenmassenentfaltung 1971 wurden am 9. Juni über Grund (83,8 m) bloss noch 0,4 mg O₂/l gemessen, und am 26. April 1972 war das Tiefenwasser in 80 m nur noch knapp zur Hälfte sauerstoffgesättigt (Messung von JAUSSI [31]).

Im Untersuchungsjahr 1970 waren zu Ende der Sommerstagnation in 85,2 m Tiefe noch 0,1 mg O₂/l vorhanden. Es wurden demnach während der Produktionsperiode über Seegrund 10,1 mg O₂/l gezehrt, was auf einen beträchtlichen Anfall oxydierbarer Substanzen im Hypolimnion hindeutet. In der ungefähr gleich tiefen mesotrophen Horwer Bucht des Vierwaldstättersees stellte STADELMANN [67] 1969 vergleichsweise nur eine halb so starke Sauerstoffzehrung über Grund fest. Auch am 14. November 1968 (Messung von PERRET [47]) und am 11. Oktober 1969 enthielt das Tiefenwasser (83 m bzw. 80 m) bloss noch 0,3 bzw. 0,2 mg O₂/l.

Sauerstoffübersättigungen fanden sich im Epilimnion während der Produktionsperiode 1970 zur Zeit des Crypto- und Chrysophyceen-Maximums im Frühling bis Vorsommer sowie während des ausgeprägten Chlorophyceen-Peridineen-Maximums im Sommer und Herbst (Abb.5).

Die Tiefstwerte des metalimnischen Sauerstoffminimums fallen mit dem Peridineen-Maximum zusammen. Mitte September 1970 wurde in 10 m der niedrigste Wert von 1,7 mg O₂/l gemessen. Dass während des ersten und zweiten Algenmaxi-

²⁾ Die Daten der Temperatur- und Windmessungen der Wetterstation Luzern können als Richtwerte für den Sempachersee dienen. Die Unterlagen wurden freundlicherweise von der Schweiz. Meteorologischen Zentralanstalt zur Verfügung gestellt.

mums keine Sauerstoffminima auftraten, liegt daran, dass noch keine stabile Schichtung bestand (Mai) und im Bereich der Sprungschicht noch eine wirksame Assimilation stattfand (Mai, Ende Juli).

Der pH-Wert schwankt im Sempachersee zwischen 6,9 (19. August 1970, 10 m Tiefe) und 9,1 (13. Oktober 1970, 2 m Tiefe). Während der Vollzirkulation im Frühling spielt er sich zwischen 7,6 und 7,8 ein. Das Säurebindungsvermögen bewegt sich zwischen 1,75 ml und 2,70 ml HCl/100 ml Probenwasser (Karbonathärte siehe PERRET [47]).

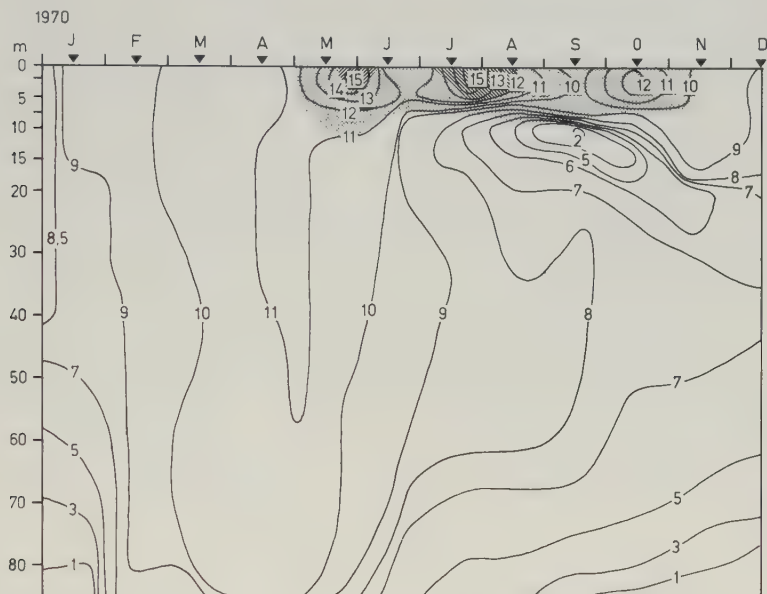


Abb. 5. Sauerstoff-Isoplethen (mg O₂/l) 1970; schwacher Raster = 100% Sättigung, starker Raster = 150% Sättigung.

Fig. 5. Oxygen (mg O₂/l) in 1970; thin screen = 100% oxygen saturation, thick screen = 150% oxygen saturation.

4. Die pelagischen Rotatorien

Das Zooplankton des Sempachersees wurde erstmals von HEUSCHER [26] auf Rädertiere hin untersucht. Ausserdem finden sich in den Arbeiten von GEIGY und GROBE [13] und GROBE [22], die sich beide vor allem mit dem Crustaceenplankton beschäftigen, Angaben über Rotatorien.

4.1 Artenliste

Die gefundenen Rotatorien wurden nach dem allgemein gebräuchlichen Bestimmungswerk von VOIGT [70] bestimmt. Bei einigen Gattungen (*Polyarthra*, *Filinia*, z.T. auch *Keratella*) wurde auf die Originalliteratur zurückgegriffen. 17 pelagische

Arten fielen in den Untersuchungsjahren 1969/70 im See produktionsmässig ins Gewicht (systematische Reihenfolge):

Keratella cochlearis Gosse 1851 (Vertreter zweier Formenkreise von Lauterborn [70]: *irregularis*-Reihe und *tecta*-Reihe)

Keratella hiemalis Carlin 1943

Keratella quadrata (O. F. Müller) 1786

Kellicottia longispina (Kellicott) 1879

Trichocerca birostris (Minkiewicz) 1900

Trichocerca rousseleti (Voigt) 1901

Ascomorpha saltans Bartsch 1870

Asplanchna priodonta Gosse 1850

Polyarthra vulgaris Carlin 1943

Polyarthra maior Burckhardt 1900

Polyarthra dolichoptera Idelson 1925

Polyarthra remata Skorikov 1896

Synchaeta kitina Rousselet 1902

Synchaeta pectinata Ehrenberg 1832

Pompholyx sulcata Hudson 1885

Filinia terminalis (Plate) 1886

Conochilus unicornis Rousselet 1892

Folgende planktische Arten fanden sich nur vereinzelt vor:

Notholca squamula (O. F. Müller) 1786

Notholca limnetica (Levander) 1901

Gastropus styliifer Imhof 1891

Synchaeta sp.

Collotheca sp.

Bdelloide Form (konnte nicht bestimmt werden)

Aus dem Litoral eingeschwemmte Formen waren:

Lepadella acuminata (Ehrenberg) 1834 (?)

Euchlanis sp.

Lecane sp.

Im Planktonmaterial der Jahre 1948–1952 (vgl. 4.36) fanden sich ausserdem folgende Arten, die in den vorliegenden Proben der Jahre 1968–1972 fehlten:

Keratella cochlearis var. *hispida* (Lauterborn) 1900

(dritter Formenkreis von Lauterborn [70])

Trichocerca capucina (Wierzejski und Zacharias) 1893

Chromogaster ovalis (Bergendal) 1892

Polyarthra euryptera Wierzejski 1893

4.2 Bemerkungen zu den Arten

Bei der Beschreibung der Arten wurden in erster Linie die umfassenden ökologischen Arbeiten von NIPKOW [38, 39], CARLIN [1] und PEJLER [44, 45, 46] zum Vergleich herangezogen.

Im folgenden werden für die systematisch geordneten Arten in Kurzform soweit wie möglich Bemerkungen bezüglich Systematik, räumlicher und zeitlicher Vertei-

Tabelle 2. Sauerstoffsättigungswerte in %; 1969, 1970.
Table 2. Values of oxygen saturation in % for 1969 and 1970.

Tiefe m	1969				1970				11.2.	4.3.	30.3.	1.5.	29.5.	24.6.	24.7.	19.8.	17.9.	13.10.	13.11.	9.12.
	11.9.	11.10.	25.11.	7.1.	22.1.	7.1.	7.1.													
0	125	101	80	70	80	76	82	81	100	171	116	197	140	113	128	96	86			
2	129	108	77	72	81	77	83	81	100	164	123	181	146	113	135	96	82			
4	116	106																		
5			77	72	79	78	83	85	100	134	134	155	128	111	127	95	82			
6	95	106																		
7,5		104	76	70	78	80	83	86	97	110	94	89	122	102	94	92	82			
10	37	18	76	71	78	77	83	87	98	102	79	69	74	17	81	91	82			
15	31	37	77	70	75	79	82	86	94	91	76	66	47	48	34	92	80			
20	55	45	73	71	71	75	82	87	96	90	78	73	56	62	52	48	61			
30	61	54		70	68	77	82	86	94	88	81	75	61	70	64	59	60			
40	64		52	71	68	76	81	86	94	86	79	76	72	70	64	64	60			
50		59																		
60	58		47	41	52	76	81	85	92	81	76	70	71	65	58	54	43			
80	2	2	21	10	9	75	81	84	91	77	55	39	40	25	26	11	3			
20 cm über Grund				1	1	62	61	85	87	69	47	29	29	9	5	1	1			
Seetiefe m	82,0	81,8	81,7	83,0	83,0	82,5	84,3	84,5	82,5	84,5	85,3	84,6	85,1	83,5	84,5	85,2	85,5			

lung, Subitaneiproduktion, Sexualperioden, Temperaturabhängigkeit und Nahrungsbeziehungen angebracht. Auch die in den Schliessnetzfangen von 1948 bis 1952 zusätzlich gefundenen Arten werden hier behandelt.

Keratella cochlearis, *K. quadrata* und *Kellicottia longispina* gehören produktionsmässig zu den wichtigsten Arten des Sees. Bei diesen Formen wurden populationsdynamische Berechnungen durchgeführt (vgl. 5) und Untersuchungen über die Nahrungsbeziehungen zu Nannoplanktonalgen vorgenommen (vgl. 7). In diesem Zusammenhang wird auch detailliert auf die Verteilung eingegangen. Da die Polyarthren durch die Fixierung ihre Eier verlieren, ergaben sich in bezug auf die Zählung der praktisch gleich aussehenden Subitaneier von *P. vulgaris* und *P. dolichoptera* Schwierigkeiten, wenn beide Arten zusammen im Plankton auftraten. Die deutlich kleineren Eier von *P. remata* wurden leider zuerst nicht als solche erkannt. Es werden lediglich bei *P. dolichoptera* und *P. maior* Eiraten (siehe unten) angegeben. Diejenigen der ersten Art sind nur grössenordnungsmässig richtig, während die Eizählungen bei der zweiten Art zuverlässig sind.

Die räumliche und zeitliche Verteilung der wichtigsten Arten wird in graphischen Darstellungen für die Jahre 1969/70 aufgezeigt (Abb. 6–21, S. 219–234). Die Sommer- und Herbstmonate 1969 können nur grob mit der gleichen Zeitspanne von 1970 verglichen werden, da nur wenige Probenahmen durchgeführt wurden.

Die hier gewählte Darstellung der Rotatoriendichten wurde erstmals von CARLIN [1] verwendet. Die Durchschnittsliterwerte der einzelnen Tiefenstufen werden als Kreise dargestellt, deren Flächeninhalte proportional zur gefundenen Stückzahl sind. In dem dreidimensionalen Koordinatensystem ([1], S. 12) können räumliche und zeitliche Schwerpunkte sofort überblickt werden, auch kommen die vorhandenen Dichteunterschiede befriedigend zur Geltung. Wegen der unterschiedlichen Individuendichten bei den einzelnen Arten mussten verschiedene Maßstäbe verwendet werden. Die Grössenordnung wird jeweils angegeben. Zusätzlich zur Kreisflächendarstellung sind stets die Individuen unter 1 dm^2 (Individuen/ dm^2) sowie bei einigen Arten die Eirate (E) der Gesamtpopulation ($E_{\text{rate}} = \text{Anteil der eiertragenden } \text{♀♀} \text{ an der Gesamtzahl der vorhandenen } \text{♀♀}$) angegeben.

4.21 Häufige Arten

Keratella cochlearis (Abb. 6)

Im Jahresverlauf fanden sich sowohl Vertreter aus der *irregularis*-Reihe wie aus der *tecta*-Reihe (Formenkreis von Lauterborn in [70]). Letztere waren häufiger. Sie glichen am ehesten *Keratella cochlearis cochlearis* Gosse 1886, während die Individuen aus der *irregularis*-Reihe in der Felderung des Dorsalpanzers der var. *irregularis forma connectens* Lauterborn 1900 entsprachen. Ein zusätzliches Feld zwischen vorderer und hinterer Carinalplatte konnte allerdings nie beobachtet werden. Im Planktonmaterial der Jahre 1948–1952 waren ausserdem Formen der *hispida*-Reihe vertreten, die mit *K. cochlearis* var. *hispida* (Lauterborn) 1900 übereinstimmten. Sie waren nur in den Proben aus der warmen Jahreszeit vertreten. Es ist schwierig, bei der Bestimmung der Varietäten zu eindeutigen Resultaten zu kommen.

K. cochlearis dominierte ganzjährig im Rotatorienplankton. Im Vergleich mit andern perennierenden Arten und Winterformen kam sie auch im Winter zu einer relativ hohen Produktion. Nur *Polyarthra vulgaris* erreichte zeitweise höhere Dichten. *K. cochlearis* zeigte jeweils im Vor-sommer ein ausgeprägtes Individuenmaximum. Wie bei allen andern Rotatorienarten mit Frühling-Vorsommer-Maximum war dieses 1969 im Vergleich mit 1970 rund zwei Wochen früher aufgebaut (früher einsetzende Wassererwärmung, vgl. 3.1). Mit 5940 Individuen erreichte die Art in der Tiefenstufe I Ende Mai 1969 den zweithöchsten während der ganzen Untersuchung gefundenen Literwert und mit über 0,7 Mio. Tieren/ dm^2 die dichteste Gesamtpopulation. In der verglichenen Literatur werden für *K. cochlearis* in Seen keine so hohen Literwerte angegeben. Gemäss der Beschreibung von CARLIN [1] hatte diese einen zweiten, aber niedrigeren Populationshöhepunkt im

Herbst 1970, der 1969 fehlte. Die Art blieb während der Sommerstagnation auf das Epilimnion beschränkt. Bei höheren Individuendichten in Proben aus grösseren Tiefen handelte es sich wohl fast ausschliesslich um absinkende, sterbende Tiere; nur selten waren noch eiertragende Exemplare zu beobachten.

Eiertragende ♀♀ waren das ganze Jahr über vorhanden. Im Mai 1970 wurde ein Eiratenhöchstwert von 0,89 Eiern/♀ (Gesamtpopulation), im April 1969 nur einer von 0,57 Eiern/♀ registriert; in diesem Jahr wurde das Maximum allerdings nicht genau getroffen. In den Perioden der stärksten Eiproduktion trugen viele ♀♀ zwei Subitaneier, was im weiteren Jahresverlauf nie mehr zu beobachten war. Sexualperioden wurden keine festgestellt.

Die Panzer dieses Brachioniden waren im Sommer und Spätherbst häufig mit einzelligen Algen bedeckt. PEJLER [46] machte die gleiche Beobachtung in eutrophen Gewässern Zentral-schwedens.

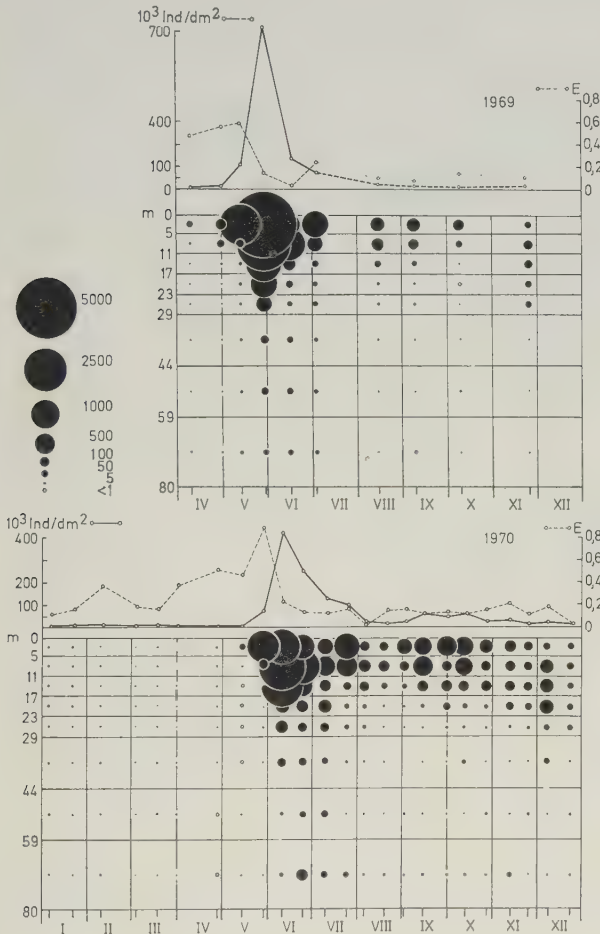


Abb. 6. *Keratella cochlearis*, räumliche und zeitliche Verteilung im Jahresverlauf (1969, 1970); Erläuterungen zur Darstellungsart siehe 4.2. Für alle folgenden Abbildungen dieser Art gilt: E Eirate, ♂E Männchenei, ♂ Männchen, DE Dauerei, x Art im qualitativen Schliessnetzfang festgestellt.

Fig. 6. *Keratella cochlearis*, distribution in space and time during the years 1969 and 1970. Symbols for the following graphs of this type: E egg ratio, ♂E male egg, ♂ male, DE duration egg, x species in the qualitative sample only.

Keratella quadrata (Abb. 7)

Nach CARLIN [1] gehört die Form zur *Frenzelii*-Gruppe. Sie war perennierend, im Winter zumindest immer in den qualitativen Schliessnetzfangen vorhanden. Sie kam Ende Mai 1969 mit 341 Individuen in 0–5 m auf den höchsten Literwert und mit 45600 Tieren/dm² zur dichtesten Population. 1970 fand Mitte Juni ein erstes, Ende Juli ein zweites, etwas kleineres Maximum

statt, während bis zu Ende der Sommerstagnation die Produktion auf dem gleichen Niveau blieb (auch 1969 fand vermutlich ein zweites Maximum statt). Bei grösseren Individuendichten unterhalb des Epilimnions handelte es sich wieder um absinkende, absterbende Tiere.

Die höchste Eirate war 1970 vor dem ersten Populationshöhepunkt mit 0,85 Eiern/♀ festzustellen. Nur vor dem ersten Maximum konnten ♀♀ mit zwei Subitaneiern beobachtet werden.

In der nur kurzen Dauereierperiode [39] 1970 fanden sich ♀♀ mit Geschlechtsprodukten in tieferen Wasserschichten. ♂-Eier waren jeweils zur Zeit der stärksten Vermehrung anzutreffen (1971 bei enger Fangfolge drei Wochen lang regelmässig). Die miktischen ♀♀ trugen bis zu drei ♂-Eier angeheftet mit sich herum.

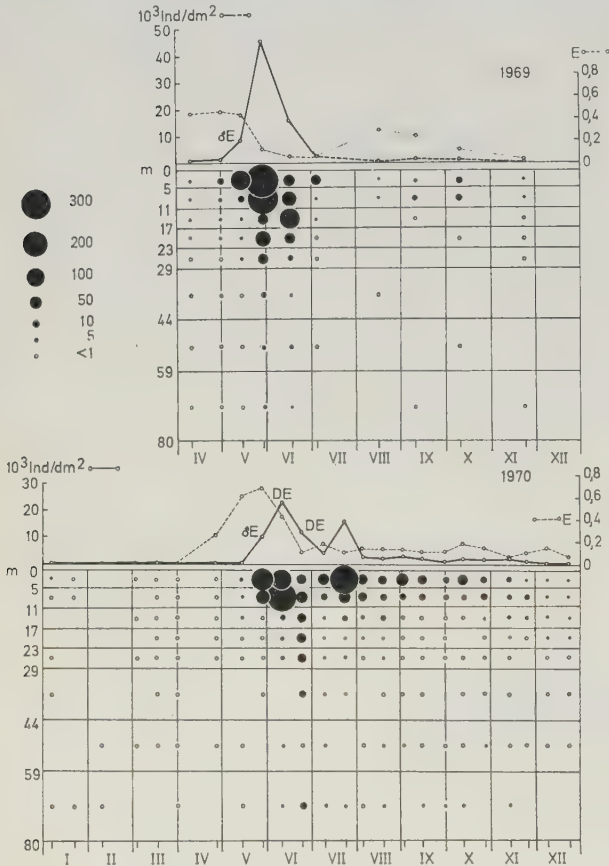


Abb. 7. *Keratella quadrata* (vgl. Text Abb. 6).

Fig. 7. *Keratella quadrata* (compare with the text of Fig. 6).

Keratella hiemalis (Abb. 8)

Sie präsentiert sich auch im Sempachersee als kaltstenotherme Winterform mit Maxima und Sexualperioden im Frühling oder Vorsommer [1, 39]. Im Winter 1970 tauchte sie sporadisch in den Mischproben auf; in den Schliessnetzfangen fehlte sie nie. 1969 wie 1970 fanden sich, gemäss ihren Temperaturansprüchen, die grössten Individuendichten in der Tiefenstufe 5–11 m (höchster Literwert mit 94 Tieren, mit 8740 Individuen/dm² dichteste Gesamtpopulation). Bereits zwei Wochen nach dem Maximum konnten 1969 nur noch einzelne Exemplare registriert werden. Von Sommer bis Spätherbst fehlte die Art im Plankton.

Sexualperioden stellten sich zur Zeit der grössten Produktion ein. Bei den wenigen gefundenen

Dauereiern handelt es sich vermutlich um parthenogenetisch entstandene Pseudosexualeier [57]. ♂-Eier wurden jedenfalls nicht beobachtet.

Der Temperaturbereich der stärksten Vermehrung der Art lag in beiden Jahren zwischen ungefähr 8 °C und 11 °C. Da *K. hiemalis* mit *Chlorella* gezüchtet werden kann [58], ist eine Nahrungsbeziehung zu dieser Alge im Sempachersee wahrscheinlich. Starke μ -Algen-Produktion (vorwiegend *Chlorella*) und positive Populationsentwicklung des Rotators fallen 1970 in die gleiche Zeitspanne. Auf das erste μ -Algen-Maximum Ende April konnte die Art nicht reagieren, da ihr Optimumsbereich noch nicht erreicht war. Auch *Erkenia subaequiciliata* kommt als Nähralge in Frage.

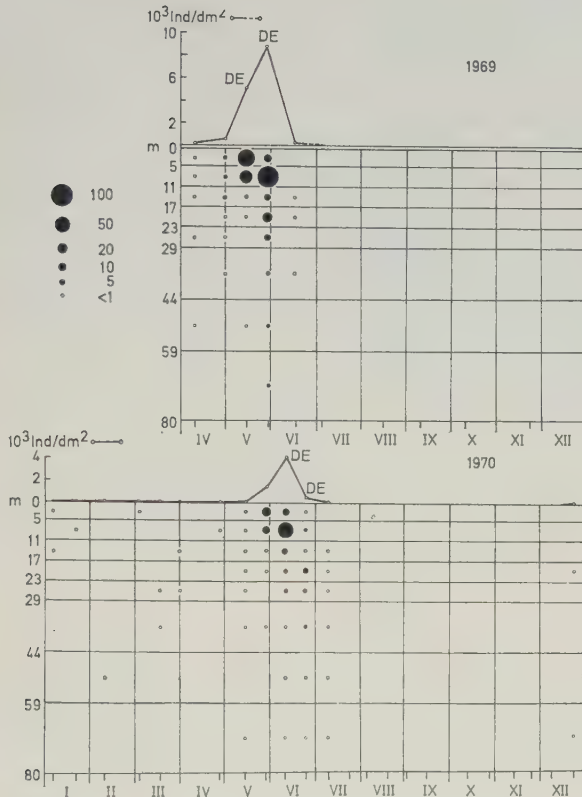


Abb. 8. *Keratella hiemalis*
(vgl. Text Abb. 6).
Fig. 8. *Keratella hiemalis*
(compare with the text of Fig. 6).

K. hiemalis und *K. quadrata* kamen in den zwei Jahren nebeneinander vor, erstere allerdings in wesentlich geringerer Dichte. Nahe verwandte Arten unterscheiden sich stets in der Grösse und in verschiedenen Futteransprüchen [45]. Inwieweit die beiden Arten während ihrer zusammenfallenden exponentiellen Wachstumsphasen in ihren Futteransprüchen differieren, kann nicht beantwortet werden, denn auch *K. quadrata* kann mit *Chlorella* gezüchtet werden [50].

Kellicottia longispina (Abb. 9)

Als perennierende Form erreicht sie 1970 mit 581 Tieren in 5–11 m den höchsten Literwert. In der Folge war die Produktion noch bis Ende Juli auf relativ hohem Stand. Zu diesem Zeitpunkt wurde der Höchstwert der Gesamtpopulation der beiden Jahre mit 120 000 Individuen/dm² gefunden. Auch 1969 fand sich die Art über mehr als zwei Monate in grosser Dichte vor. In beiden Jahren verlagerte sich die Population mit zunehmender Einstrahlung in die Tiefe (vgl. 4.4).

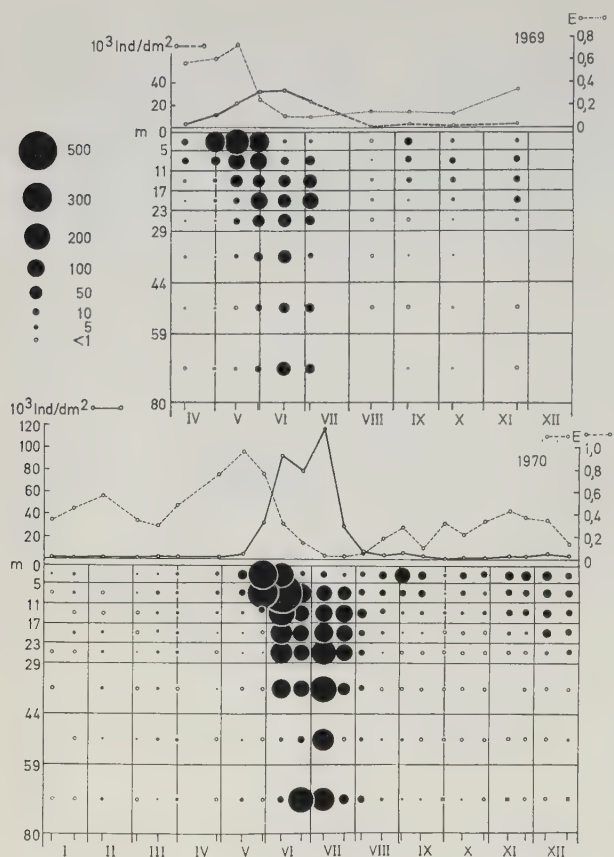


Abb. 9. *Kellicottia longispina*
(vgl. Text Abb. 6).
Fig. 9. *Kellicottia longispina*
(compare with the text of Fig. 6).

Bei den grossen Tierdichten unterhalb der Tiefenstufe II handelte es sich um langsam absinkende, sich teilweise aber noch schwach reproduzierende Populationen (11. Juni 1970 in Tiefenstufe III, 2 Wochen später sogar zwischen 11 m und 59 m noch 20–30% der ♀♀ eiertragend). Bei den Ansammlungen zwischen 59 m und 80 m handelte es sich um überalterte, absterbende Tiere (Eirate unter 0,1 Eiern/♀). Während der Sommerstagnation war die Produktion in beiden Jahren, mit Ausnahme des kleinen Maximums 1970, gering und beschränkte sich auf das Epilimnion. Erst mit Einsetzen der Herbstteilzirkulation drang die Art wieder in tiefere Wasserschichten vor.

Den Individuenmaxima im Frühling–Vorsommer ging eine intensive Eiproduktion voraus: Mitte Mai 1970 Eiratenhöchstwert der Gesamtpopulation von 0,94 Eiern/♀. Ein sehr hoher Prozentsatz der ♀♀ trug Zweiteier (eine genaue Prozentzahl kann nicht angegeben werden, da durch das Fixieren den Tieren Zweiteier zu einem grossen Teil verloren gingen).

Sexualperioden wurden keine festgestellt. Da sich die Dauereier in der Grösse und Gestalt kaum von den Subitaneiern unterscheiden [39], könnten diese übersehen worden sein.

Gemäss den Nahrungsuntersuchungen (vgl. 7) liegen die besten Futtergebiete in den obersten 10 m. Die grossen Tierdichten in den unteren Tiefenstufen erstaunen. Ein Überleben der bis in die tiefsten Wasserschichten absinkenden Tiere kann einmal durch den im kalten Wasser herabgesetzten Stoffwechsel, zum andern aber durch die Aufnahme von Bakterien und Feindetritus gewährleistet sein. Bei *K. cochlearis* zeigt sich im Frühling–Vorsommer in der Tiefe, trotz wesentlich höheren Tierdichten in den Oberflächenschichten, ein anderes Bild.

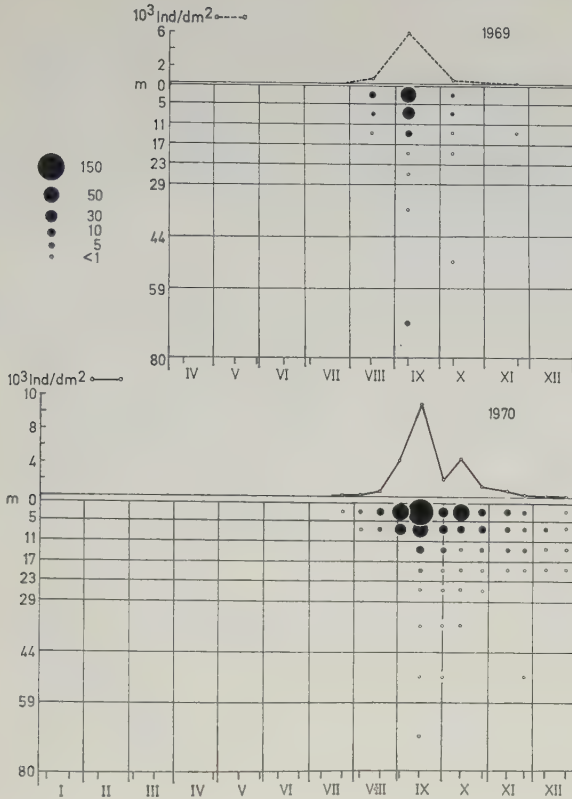


Abb. 10. *Trichocerca birostris*
(vgl. Text Abb. 6).
Fig. 10. *Trichocerca birostris*
(compare with the text of Fig. 6).

Trichocerca birostris (Abb. 10)

VOIGT [70] gibt für die Art eine Gesamtlänge von über 275μ an. Die Form des Sempachersees misst dagegen im Durchschnitt nur 220μ und wurde deshalb zuerst als *T. similis* betrachtet, obwohl einige Bestimmungsmerkmale nicht bestätigt werden konnten. Die von PEJLER [46] in Zentralschweden gefundene Form hat eine Totallänge zwischen 205μ und 240μ und stimmt mit den gefundenen Massen überein. *T. birostris* ist tatsächlich eine eutrophe Teich- und Plätktonform [1], während *T. similis* hauptsächlich in huminösem Wasser auftritt [1, 46].

Die warmstenotherme Art, deren Entwicklung im Juli begann, kam Mitte September mit fast 11000 Tieren/dm² zu einem ersten Maximum. Im Durchschnittsliter der Tiefenstufe I fanden sich zu diesem Zeitpunkt 143 Individuen. Mitte Oktober wurde ein zweiter, kleinerer Höchstwert erreicht. Auf Grund der vier Fänge zeigte die Art 1969 vermutlich ein ähnliches Verteilungsbild (für alle Sommerformen gilt, dass das Jahr 1969 nur grob mit demjenigen von 1970 verglichen werden kann).

Sexualperioden wurden keine festgestellt. Auch über Nahrungsbeziehungen kann nichts ausgesagt werden. Nahe verwandte pelagische Trichocercen saugen Eier anderer planktischer Rotatorienarten aus [51].

Trichocerca rousseleti (Abb. 11)

Es kann nur die Verteilung im zweiten Untersuchungsjahr aufgezeichnet werden, da die unscheinbare kleine Art 1969 höchstwahrscheinlich übersehen wurde. Sie tauchte erstmals in den qualitativen Maifängen auf, fehlte aber im Monat Juni und Juli und war erst wieder Ende August im Plankton anzutreffen. CARLIN [1] schildert ein ähnliches Verhalten der Art im Motalaström.

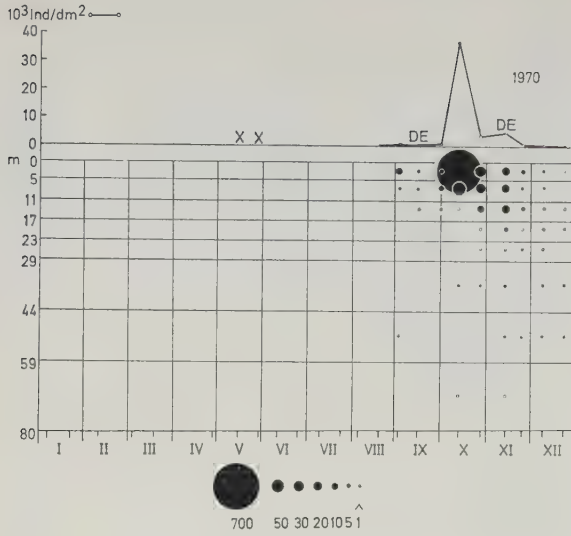


Abb. 11. *Trichocerca rousseleti*
(vgl. Text Abb. 6).
Fig. 11. *Trichocerca rousseleti*
(compare with the text of Fig. 6).

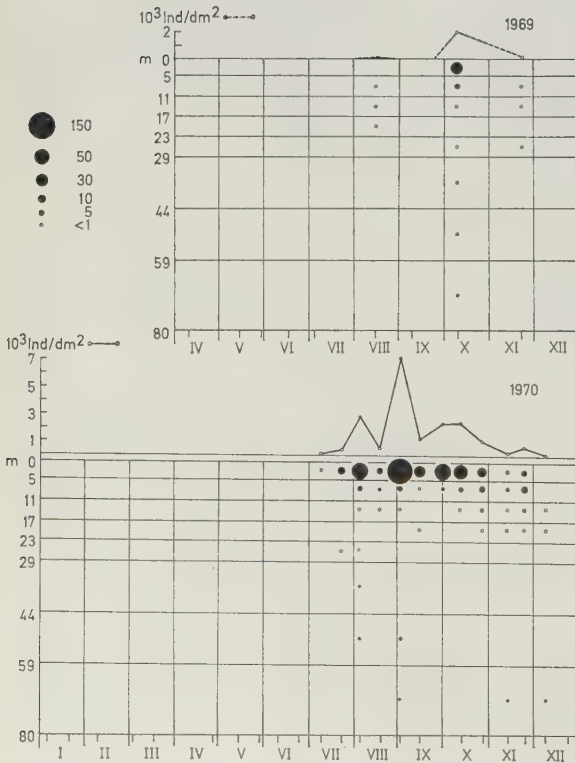


Abb. 12. *Ascomorpha saltans*
Fig. 12. *Ascomorpha saltans*
(compare with the Text of Fig. 6).

Von Ende September bis Mitte Oktober baute sie ein ausgeprägtes Maximum auf (Höchstwert 40000 Tiere/dm², grösster Literwert in 0–5 m von 680 Individuen).

Nach ihrem zeitlichen Vorkommen ist sie, wie *T. birostris*, eine Spätsommerform, kommt aber in einem breiteren Temperaturbereich als diese vor.

Da die kleinsten Exemplare von *T. roussleti* in der Breite weniger als 45 μ messen – dies entspricht der Maschenweite des verwendeten Planktonfilters –, ging wohl ein geringer Prozentsatz bei der Anreicherung verloren. Zudem fiel ihr Vorkommen mit der mächtigen Ceratien-Produktion zusammen. In den Proben konnten somit leicht Tiere übersehen werden.

Trichocerca capucina

Die Art fand sich meist vereinzelt, seltener in grösserer Zahl, in einigen Schliessnetzfangen von Sommer und Herbst der Jahre 1949–1951. In den vorliegenden Untersuchungen 1969/70 wurde sie nicht beobachtet (vgl. 4.36).

Gastropus stylifer

Der Rotator ist in der Untersuchungsperiode 1969/70 weder in quantitativen noch in qualitativen Fängen aufgetreten. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass Einzeltiere übersehen wurden. Er ist erstmals im Lebendplankton am 4. September 1971, in dem er zahlreich auftrat, bestimmt worden. In den Sommer- und Herbstfängen der Jahre 1948–1951 stellte er eine der dominierenden Arten unter den Sommerformen des Sees dar.

Ascomorpha saltans (Abb. 12)

Der kleine Plankter kann im Sempachersee nicht als eurytherm bezeichnet werden [45]. Sein Vorkommen beschränkte sich 1970 auf die Sommer- und Herbstmonate. Die Art erreichte anfangs September mit 7200 Individuen/dm² die dichteste Population. Der höchste Literwert betrug 132 Tiere.

Sexualperioden wurden nicht festgestellt, jedoch könnten die rundlichen, kleinen, mit Borsten besetzten Dauereier [39] leicht übersehen worden sein.

Das Auftreten der Form fällt mit der grössten Peridineenproduktion zusammen. Dinoflagellaten bilden die Hauptnahrung von *A. saltans* [45].

Chromogaster ovalis

Die Art fehlte in keinem Schliessnetzfang aus dem Sommer oder Herbst der Jahre 1948–1951 und war oftmals eine der dominierenden Formen. In den vorliegenden Untersuchungen trat sie hingegen nicht auf (vgl. 4.36).

Asplanchna priodonta (Abb. 13)

Die Art fehlte nur zwischen den zwei im Frühling und Spätsommer vorhandenen Maxima. Der höchste Literwert wurde Ende Mai 1970 mit 125 Individuen gefunden. Bei der dichtesten Gesamtpopulation wurden um 7000 Tiere/dm² errechnet. *A. priodonta* kann aber in andern Jahren wesentlich höhere Dichten aufweisen (am 13. Mai 1971 fanden sich zum Beispiel 760 Tiere im Liter). Während der exponentiellen Wachstumsphase im Frühling war ein Jungtier pro ♀ die Regel, im Spätsommer oftmals zwei und manchmal zusätzlich noch ein Subitanei.

Sexualperioden treten in der Regel ausgeprägt im Frühling, schwächere im Sommer auf [39]. Dies dürfte auch für den Sempachersee zutreffen, obwohl nur im Fang vom 9. September 1969 ♂♂ und Dauerstadien gefunden wurden; in etwa 5% der ♀♀ waren Dauereier zu beobachten. Da die sexuelle Phase relativ kurz ist, wurde sie zur Zeit der andern Individuenhöchstwerte nicht getroffen. (Im Frühling 1971 waren von Mitte bis Ende Mai ♂♂ und Dauereier anzutreffen; der Prozentsatz der dauereiertragenden ♀♀ betrug am 17. Mai rund 10%.) Die Beobachtung von NIKKOW [39], nach der sich in einigen Muttertieren neben ♂-Embryonen auch Dauereier befinden, kann bestätigt werden.

Die Liste der durch die omnivore Art aufgenommenen Zoo- und Phytoplankter stimmt gut mit derjenigen von NAUWERCK [37] überein: Während des Frühlingsmaximums wurden bevorzugt *Keratella cochlearis* (es fanden sich bis zu fünf Stück, oft auch eiertragende Exemplare, im Magensack), weniger häufig *K. quadrata* und ebenso Eier von Polyarthren gefressen. Während des

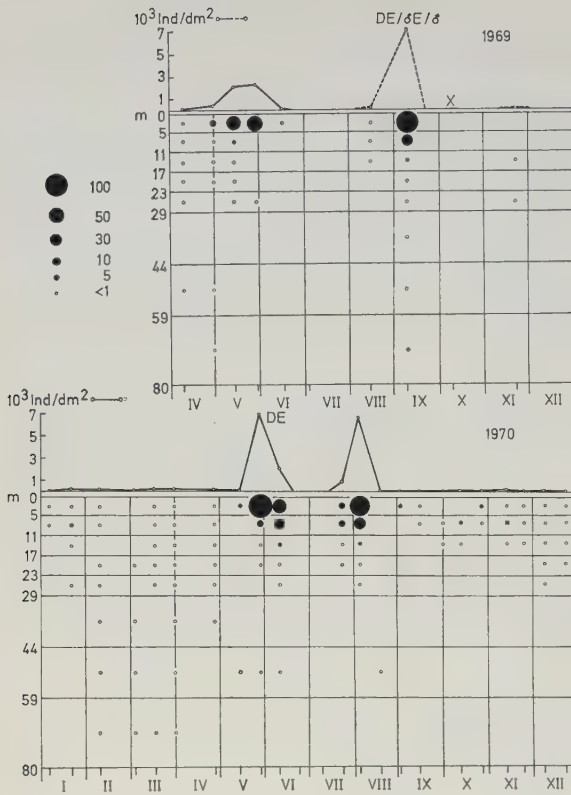


Abb. 13. *Asplanchna priodonta*
(vgl. Text Abb. 6).

Fig. 13. *Asplanchna priodonta*
(compare with the text of Fig. 6).

Sommermaximums erbeutete die Art neben Keratellen vor allem Peridinen und Ceratien. Ausserdem wurden im Jahresverlauf im Magensack Fragilarien, Asterionellen, häufig Pandorinen-Eudorinen und Staurastron gefunden, zudem einmal der Rotator *Trichocerca birostris*. Tiere, die instand sind, schnelle, sprunghafte Bewegungen auszuführen (Polyarthren), oder sperrige Tiere (Kellicottien) können nicht erbeutet werden (vgl. [37], S. 49). Unter den möglichen aufnehmbaren Organismen wird eindeutig eine Auswahl getroffen. Das Auftreten von *A. priodonta* scheint nur bedingt vom Vorhandensein einer günstigen Nahrungssituation abzuhängen. Zu Zeiten, in denen die Art fehlte oder nur in geringer Dichte auftrat, war das Futterangebot oft besser als zu Zeiten ihres grössten Vorkommens. Der Räuber vermochte Populationen von Beutetieren (*Keratella cochlearis* und *K. quadrata*) nachhaltig zu beeinflussen (vgl. 5.23). In der zweiten Jahreshälfte traten stets die bekannten Temporalvariationen auf [39, 46, 71]: Die ♀♀ präsentierten sich schlauchförmig ausgeweitet.

Synchaeta pectinata (Abb. 14)

Die Form kam jeweils im Frühling zur stärksten Produktion. Dank ihrer sehr kurzen Generationszeit [52] vermochte sie 1970 innerhalb von weniger als zwei Wochen in 0–5 m eine Population von 2450 Tieren/l aufzubauen. Die Gesamtpopulation betrug zu diesem Zeitpunkt 123000 Individuen/dm². Zwei Wochen später waren wiederum nur vereinzelt Tiere anzutreffen. Ende Juli wurde ein zweiter bescheidener Höchstwert registriert. Ein vierzehntägiger Fangabstand ist bei dieser Art zu gross; es könnten Maxima übergangen oder nicht genau getroffen worden sein (1969). Während der Sommerstagnation wurden auch unterhalb des Epilimnions einzelne Tiere angetroffen.

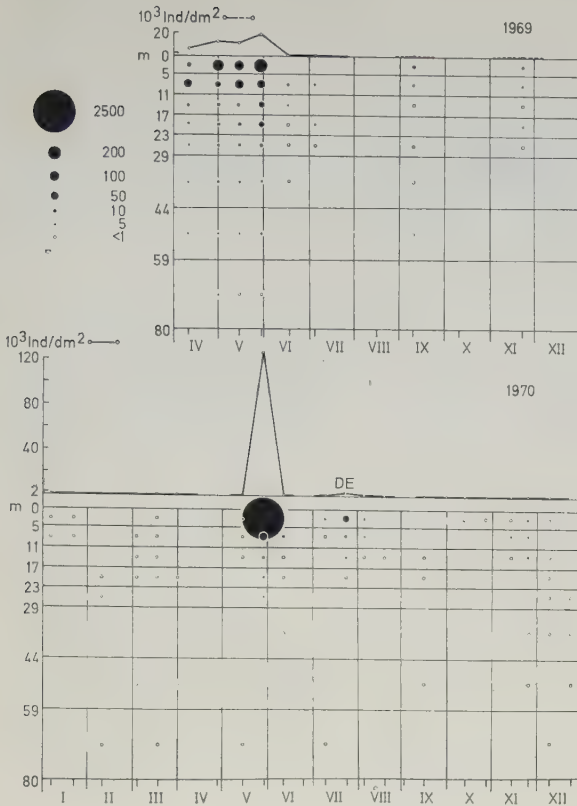


Abb. 14. *Synchaeta pectinata*
(vgl. Text Abb. 6).

Fig. 14. *Synchaeta pectinata*
(compare with the text of Fig. 6).

Ende Juli 1970 fanden sich die doppelschaligen, mit dichtstehenden Dornen besetzten Dauereier vor [39]. Nach VOIGT [70] handelt es sich dabei um Pseudosexualeier. Während des Frühlingsmaximums wurde ausschliesslich nur die zweite Sorte von Dauereiern, diejenigen mit kleinen, abgerundeten Höckern, beobachtet [39]. Ausserdem traten Tiere auf, die mit kleinen, doppelschaligen Eiern (bis zu 12 Stück, $\varnothing 65\text{--}70\ \mu$) vollgestopft waren. Die gleichen Gebilde wurden im fixierten Material des Schliessnetzfanges frei vorgefunden. Es muss sich dabei um ♂-Eier gehandelt haben. Die Subitaneier waren im Durchschnitt etwas grösser als die Latenzeier.

S. pectinata wird als eurytherm bezeichnet [1, 45]. Dies trifft auch für den Sempachersee zu: Am 9. April 1969 waren bei 4°C in 5–11 m bereits 65 Tiere/l vorhanden, Ende Juli 1970 in 0–5 m (Durchschnittstemperatur $19,2^\circ\text{C}$) 39 Individuen/l.

Die Art scheint im untersuchten See in enger Beziehung zu *Cryptomonas* spp. zu stehen. Ihr gehäuftes Auftreten im Frühling 1970 fiel mit der stärksten Vermehrung dieser Alge zusammen. Ausserdem nahm auch *Stephanodiscus hantzschii* in der kritischen Zeitspanne zu. Schalen dieser Kieselalge konnten allerdings im Magen des Rotators nicht festgestellt werden, obwohl er diesen Nannoplankter fressen soll [37]. Die Form konnte mit *Cryptomonas curvata* erfolgreich gezüchtet werden [49, 50].

Das Rädertier war oft mit dem endoparasitischen Pilz *Bertramia asperospora* Fritsch [70] befallen.

Gerade zur Zeit der Maxima wurden die Vertreter der Gattung *Synchaeta* im Lebendplankton nicht gründlich genug untersucht, damit man sicher ausschliessen konnte, dass nicht neben der eindeutig bestimmten *S. pectinata* zusätzlich noch die etwas kleinere, aber ihr sehr ähnlich sehende *S. oblonga* vorhanden war. Nach CARLIN ([1], S. 119) zeigen die beiden Arten «unverkennbare

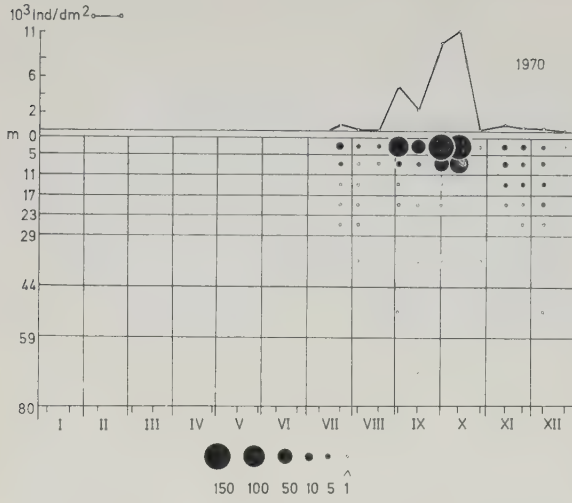


Abb. 15. *Synchaeta kitina*
(vgl. Text Abb. 6).
Fig. 15. *Synchaeta kitina*
(compare with the text of Fig. 6).

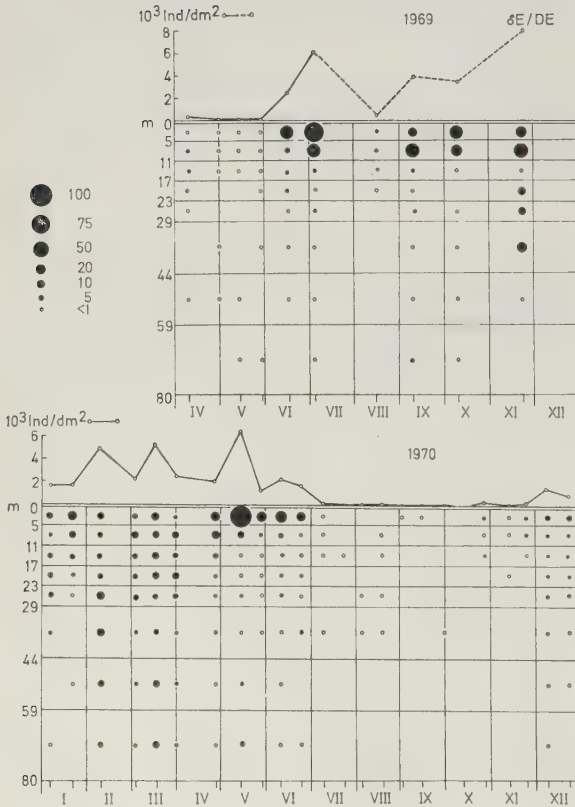


Abb. 16. *Polyarthra vulgaris*
(vgl. Text Abb. 6).
Fig. 16. *Polyarthra vulgaris*
(compare with the text of Fig. 6).

Übereinstimmung, nicht nur hinsichtlich der Zeit des Auftretens der Maxima im allgemeinen, sondern auch hinsichtlich der Unterschiede im Produktionsverlauf der einzelnen Jahre».

Synchaeta kitina (Abb. 15)

1969 wurde die Art wohl übersehen. 1970 tauchte die stenotherme Sommerform [39] erstmals Ende Juli im Plankton auf und kam in der Folge zu zwei Individuenhöchstwerten. Ende September wurde mit 144 Tieren der grösste Literwert in 0–5 m gemessen und Mitte Oktober die beachtlich dichte Population von 11 200 Individuen/dm² errechnet. Auch bei dieser Form wurden einzelne Exemplare im Meta- und Hypolimnion festgestellt.

Polyarthra vulgaris (Abb. 16)

Die Art ist im Sempachersee perennierend und eurytherm. Sie bevorzugte nicht nur das wärmere Sommerwasser [38], sondern kam auch im Winter in allen Tiefen vor, ausnahmsweise sogar mit über 10 Individuen/l. Sie war damit das häufigste Rädertier der kalten Jahreszeit. Mit 90 Tieren erreichte sie im Mai 1970 den höchsten Literwert und mit 8020 Individuen/dm² im November 1969 die grösste Gesamtpopulation, wobei im Winter 1970 Dichten in der gleichen Grössenordnung realisiert wurden.

Sexualperioden treten bei der Art im Sommer und Spätherbst auf [1, 39]. Nur in den Proben von Ende November 1969 wurden aber ♂-Eier und Dauereier gefunden.

Der Produktionsverlauf scheint nicht von der Temperatur, sondern eher von der Zusammensetzung der Nahrung bestimmt zu werden [1]. Eine Abhängigkeit von *Cryptomonas* spp. war im untersuchten Gewässer klar zu erkennen. Die Maxima beider Jahre lagen zu Zeiten, in denen die Alge in grösserer Biomasse vorhanden war. EDMONDSON [6] stellte zwischen *Cryptomonas* und *P. vulgaris* einen signifikanten Zusammenhang fest. Die Art scheint aber von andern Rotatorienarten stark konkurrenziert zu werden. Gerade im Frühling 1970 konnte sie sich trotz optimaler Ernährungslage nicht durchsetzen, da *P. dolichoptera* kurze Zeit nach Beginn ihres exponentiellen Wachstums eine mächtige Population aufbaute und sie verdrängte. PEJLER [45] hat die beiden Formen nie nebeneinander gefunden. 1969 konnte die Art erst nach Abklingen der grossen Individuendichten dominierender Rotatorienarten anfangs Juli zu einem Maximum kommen.

Introgressive Formen zwischen *P. vulgaris* und *P. dolichoptera* [43] gibt es im Sempachersee gemäss den vorliegenden Untersuchungen keine.

Polyarthra dolichoptera (Abb. 17)

Die monozyklische, kaltstenotherme Form verhielt sich in bezug auf ihr Vorkommen normal [1, 38]. Sie tauchte jeweils im Dezember (1969 im qualitativen Netzfang vom 30. Dezember) erstmals auf. Die Dauereier müssen dort, wo die Wasserbewegungen der Herbstteilzirkulation den Seeboden erreichen (ufernahe Zonen), aus dem Sediment mobilisiert werden. Im Winter trat die Art nur vereinzelt im Plankton auf und kam im Frühling zu Maxima. Gelegentlich wurden Apteraformen beobachtet (A in Abb. 17). Während der Höchstwert von 1969 bescheiden ausfiel (129 Individuen/l), wurde Ende Mai 1970 mit 8950 Tieren der höchste bei Rotatorien während der Untersuchungsperiode gefundene Literwert und mit 0,66 Mio. Individuen unter dem dm² die zweidichteste Gesamtpopulation bestimmt. Diese Tierdichten wurden im zweiten Jahr innerhalb von etwas mehr als zwei Wochen aufgebaut. Der Zusammenbruch der Population erfolgte in ungefähr der gleichen Zeitspanne. Auch bei dieser Art sind Fänge in Zwei-Wochen-Intervallen zu lückenhaft. Die hohe Wachstumsgeschwindigkeit wird einmal durch ein kurzes Eiablageintervall bestimmt. Während der exponentiellen Phase konnten reife ♀♀ meist mit zwei, häufig mit drei Eiern angetroffen werden. Die Eirate wurde zu Beginn der Populationsentwicklung auf etwa 1,4 Eier/♀ geschätzt und lag damit höher als bei den Brachioniden. Zum andern ist die Generationszeit um rund $\frac{1}{3}$ kürzer als zum Beispiel bei *Keratella quadrata* [52].

Von Erreichen der Individuenmaxima bis zum Verschwinden der Art traten ausgeprägte Sexualperioden auf. Der Anteil der miktischen ♀♀ an der Gesamtpopulation war sehr hoch: Am 28. Mai 1970 betrug das Verhältnis Dauereier zu Subitaneier in 0–5 m etwa 1:30, in 5–11 m rund 1:15. An ♂-Eiern konnten bis zu 7 Stück angeheftet gezählt werden. Die sexuelle Fortpflanzung scheint für *P. dolichoptera* von grösserer Bedeutung zu sein als für die andern *Polyarthra*-Arten [1].

Der Grund für das ausgeprägte Maximum im Frühling 1970 ist in einer günstigen Kon-

stellation optimal einwirkender ökologischer Faktoren zu suchen: günstige Temperaturverhältnisse (Temperaturbereich zwischen 9°C und 14°C), wobei für die Höhe des Maximums auch der Temperaturanstieg pro Zeiteinheit eine Rolle spielen könnte, keine konkurrenzierenden anderen Rotatorienarten, äusserst günstige Nahrungsbedingungen durch das massenhafte Auftreten von Cryptomonaden. Einige Autoren haben die Verwendung von *Cryptomonas* durch den Rotator beschrieben (Zusammenstellung bei POURRIOT [50]). POURRIOT [49] konnte die Art nur mit dieser Alge züchten.

Keratella cochlearis kann Konkurrent von *P. dolichoptera* sein, und die Arten zeigen alter-

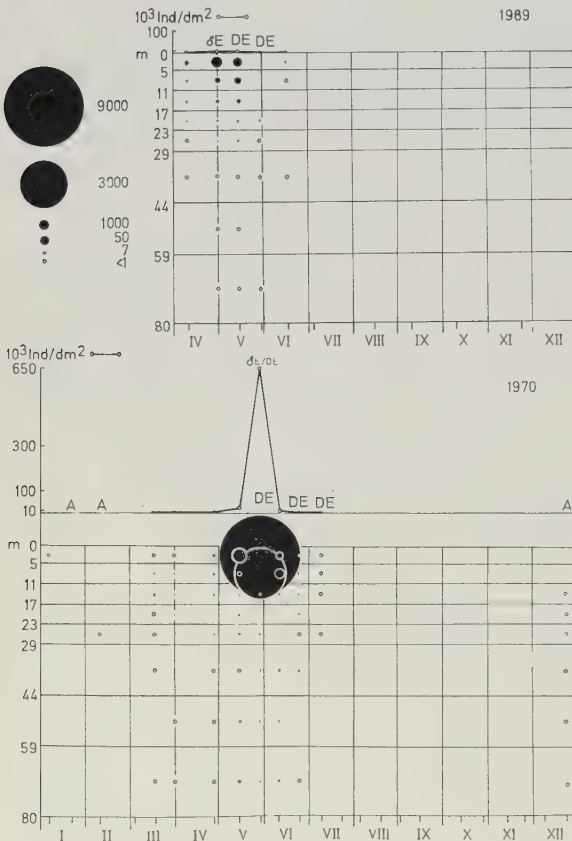


Abb. 17. *Polyarthra dolichoptera* (vgl. Text Abb. 6); A Apteraformen.

Fig. 17. *Polyarthra dolichoptera* (compare with the text of Fig. 6); A apteraforms.

nierende Maxima [37]. Eine entscheidende Rolle dürfte die unterschiedliche Temperaturentwicklung in den beiden Jahren gespielt haben: 1970 kontinuierlicher Temperaturanstieg, damit konnte *P. dolichoptera*, deren Optimumsbereich tiefer liegt als derjenige von *K. cochlearis*, auch früher mit starkem exponentiellem Wachstum beginnen und sich durchsetzen; 1969 früher, rascher Temperaturanstieg und anschliessender Temperaturrückfall, damit gleiche Ausgangslage für beide Arten, und *K. cochlearis* dominierte als stärkere Form.

Polyarthra maior (Abb. 18)

Die Sommerform trat 1969 rund einen Monat früher auf als 1970 (bereits Ende Juni) und zeigte in den beiden Jahren zwei Individuenhöchstwerte. CARLIN [1] machte die gleiche Fest-

stellung im Motalaström. Mit 8450 Tieren/dm² wurde im Oktober 1969 die dichteste Population erreicht und mit 117 Individuen der höchste Literwert gefunden. Die Wohnschicht des Rotators lag im Epilimnion. Bei Tieren in tieferen Wasserschichten dürfte es sich durchwegs um absterbende, absinkende Tiere gehandelt haben.

Sexualperioden konnten in den beiden Jahren zur Zeit des zweiten Maximums beobachtet werden. Dauereier fanden sich relativ häufig vor. Sexuelle Phasen können aber auch zur Zeit des ersten Jahresmaximums auftreten [1, 38]. Die Maxima stehen in engem Zusammenhang mit den Sexualperioden [1].

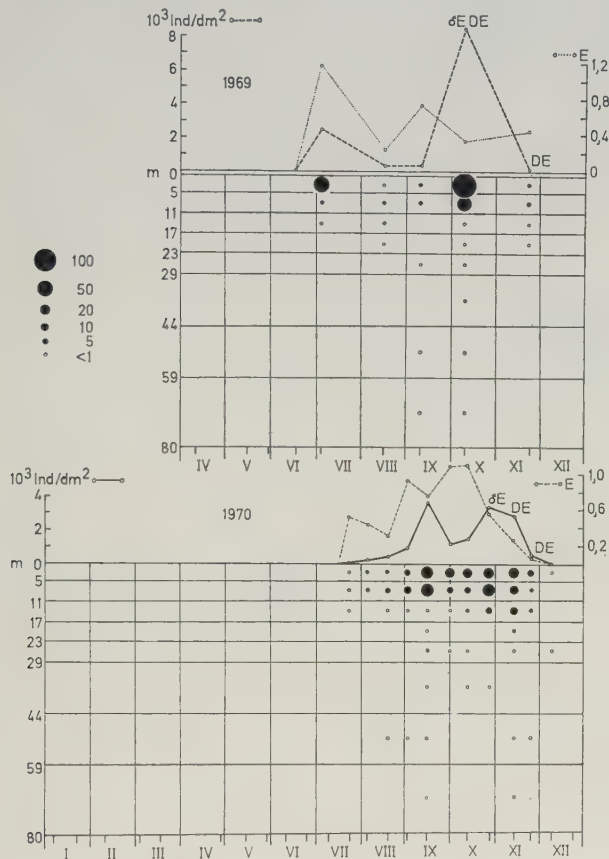


Abb. 18. *Polyarthra maior*
(vgl. Text Abb. 6).

Fig. 18. *Polyarthra maior* (compare
with the text of Fig. 6).

Polyarthra remata

Die Art wurde zuerst mit Jungtieren von *P. vulgaris* verwechselt. Nachzählungen und Durchmusterung von qualitativen Fängen ergaben, dass sie von anfangs November 1969 bis Ende März 1970 im Plankton auftrat. Die grösste Dichte wurde am 25. November 1969 mit 11 Individuen/l in 0-5 m registriert.

PEJLER [45] bezeichnet die Art als eine der wenigen warmstenothermen Formen. Dies trifft weder für den Zürichsee [39] und den Motalaström [1] noch für den Sempachersee zu. *P. remata* präsentierte sich in der Untersuchungsperiode auch nicht als Sommerform [1, 38]. Nur der Zeitpunkt der Sexualperioden stimmt mit den Angaben in der Literatur überein. Im Schliessnetzfang vom November 1969 wurden Dauereier gefunden.

Pompholyx sulcata (Abb. 19)

1969 wurde im Fang von Mitte August ein sehr hohes Maximum getroffen. Mit 112500 Tieren/dm² erreichte die Population eine beachtliche Dichte, und der Literwert von 1140 Individuen war der höchste von allen vorhandenen Sommerplanktern. In den beiden Jahren 1970 war kein eigentlicher Höchstwert zu finden. Die Form war von Ende September bis Ende Dezember in sehr geringer Individuendichte vorhanden (meist unter 10 Tiere im Liter). NIPKOW [39] fand *P. sulcata* im Zürichsee stets von Anfang bis Ende November.

Im September 1970 fanden sich ♀♀ mit 1–3 ♂-Eiern. Diese haben wie die Subitaneier eine doppelte Eihülle, sind aber kleiner als diese (Ø um 50 µ, statt 58–75 µ). Dauereier waren keine vorhanden. Das Maximum 1969 fiel mit der starken Grünalgenproduktion zusammen; es dominierten Massenformen wie *Gloeococcus Schröteri* und *Oocystis* spp. Die Art kam zu diesem Zeitpunkt im Metalimnion fast zur gleichen Dichte wie im Epilimnion (rund 5 m mächtig). Der Rotator könnte unter anderem Grünalgen, vor allem aber Detritus und Bakterien, aufgenommen haben.

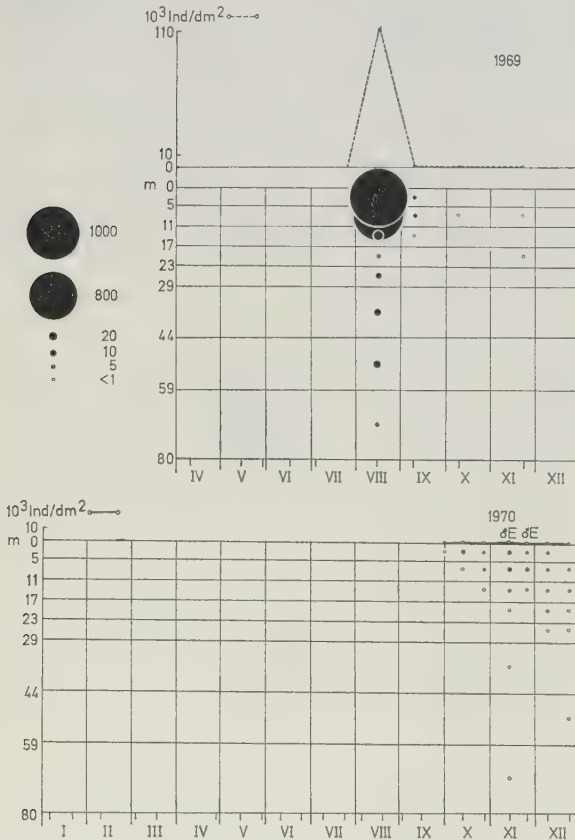


Abb. 19. *Pompholyx sulcata* (vgl. Text Abb. 6).

Fig. 19. *Pompholyx sulcata* (compare with the text of Fig. 6).

Filinia terminalis (Abb. 20)

Die im Sempachersee gefundene *Filinia* stimmt mit der im Bestimmungswerk von VOIGT ([70], Tafel 89.2) abgebildeten *Filinia maior* (Colditz) 1924 überein. Auch die angeführten Bestimmungsmerkmale konnten bestätigt werden. (Ob allerdings der Uncus 13 Zähnnchen hat, war nicht zu ermitteln.) Auf Grund von Literaturvergleichen kommt PEJLER [44, 45] zum Schluss, dass *Filinia maior* mit *Filinia terminalis* (Plate) 1886 identisch ist.

F. terminalis war im Sempachersee perennierend, kaltstenotherm. In beiden Untersuchungsjahren zeigte sie von Mai bis Juni Individuenhöchstwerte. Derjenige im zweiten Jahr fiel wesentlich höher aus. Die dichteste Population fand sich zu diesem Zeitpunkt mit 23600 Individuen/dm², der grösste Literwert mit 363 Tieren in 5–11 m vor. Während der exponentiellen Wachstumsphase trugen viele Tiere zwei Subitaneier. Die höchste Eirate der Gesamtpopulation betrug 1970 0,53 Eier/♀. Mit der Erwärmung des Oberflächenwassers gegen den Sommer hin verlagerte sich der Populationsschwerpunkt in tiefere, kältere Wasserschichten. Während der Sommerstagnation war *F. terminalis* im Hypolimnion ausnahmsweise in der Sprungschicht anzutreffen. In 59–80 m wurden regelmässig grössere Literwerte als in höher gelegenen Tiefenstufen registriert. Die Art kann in andern Seen während der Stagnationsperiode fehlen [1, 39].

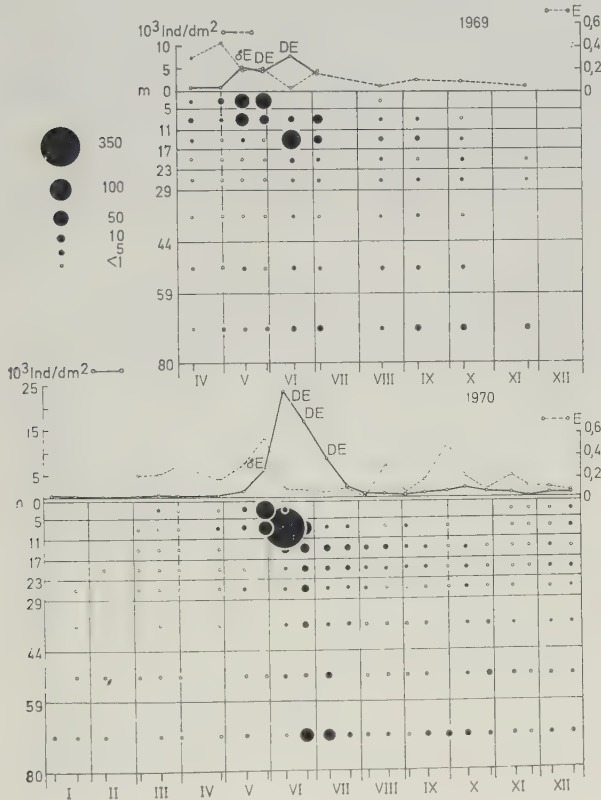


Abb. 20. *Filina terminalis*
(vgl. Text Abb. 6).

Fig. 20. *Filina terminalis*
(compare with the text of Fig. 6).

Der Temperaturbereich der stärksten Vermehrung lag 1970 um 8–9°C. Vor Erreichen des Maximums traten ♂-Eier, später, bis zu Ende der Produktionsperiode, Dauereier auf. Die gefundenen Dauerstadien wurden meistens im Leibesinnern der miktischen Mütter beobachtet.

Nach Aussage mehrerer Autoren [35, 46] ernähren sich die Vertreter der Gattung *Filinia* von Feindetritus und Bakterien. POURRIOT [50] hat *Filinia passa* mit *Chlorella* züchten können. Die grösste Individuendichte 1970 fand sich zu einer Zeit, in der das mächtige Cryptomonaden-Maximum zusammenbrach. Damit fielen in 5–11 m sicher viel Feindetritus und Bakterien an, andererseits war die Biomasse der μ -Algen in dieser Tiefenstufe bedeutend. Auch 1969 lag das Maximum des Rotators am Ende einer Algenvegetationsperiode. Bei den Ansammlungen in Tiefenstufe VIII handelte es sich um Tiere, die sich noch reproduzierten (♀♀ mit Eiern vorhanden) und sich vermutlich auch dort von Bakterien und Detritus ernährten. Zu welchen Nahrungs-

quellen die Population von Mitte und Ende Mai 1969 in der Oberflächenschicht in Beziehung stand, ist schwer zu sagen. *F. terminalis* vermag vermutlich neben Bakterien und Feindetritus auch μ -Algen auszunutzen.

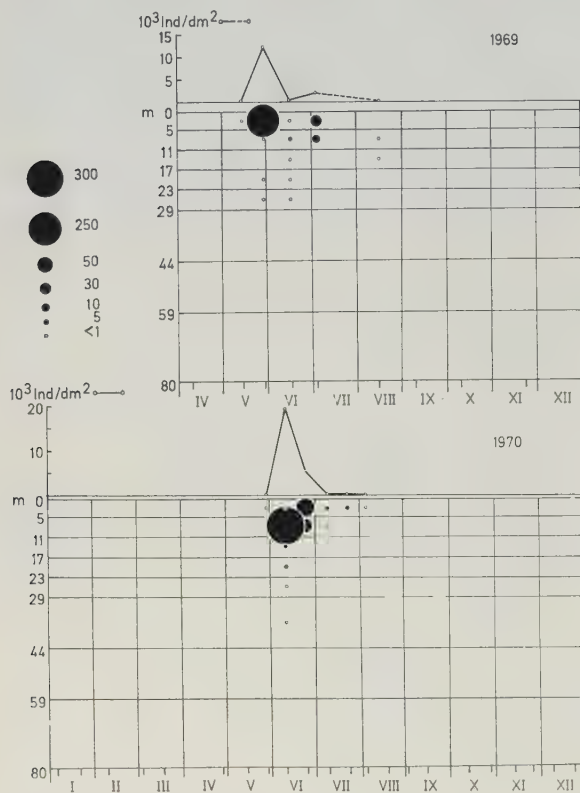


Abb. 21. *Conochilus unicornis* (vgl. Text Abb. 6).
Fig. 21. *Conochilus unicornis* (compare with the text of Fig. 6).

Conochilus unicornis (Abb. 21)

Das im See monozyklisch auftretende Rädertier war in beiden Jahren zusammen mit den perennierenden Brachioniden im Frühling-Vorsommer in der grössten Dichte vorhanden. Diese Übereinstimmung im Auftreten wird auch von CARLIN [1] beschrieben, allerdings auch für ein zweites Jahresmaximum im Spätsommer. Die dichteste Population wurde mit 19450 Tieren/dm² am 11. Juni 1970 gemessen. Der Populationsschwerpunkt lag mit 318 Tieren/l in der Tiefenstufe II.

Der Temperaturbereich der grössten Vermehrung befand sich, auf Grund der Temperaturkurven, eindeutig zwischen 13°C und 15°C. Auch bei dieser Art kann eine vierzehntägige Fangfolge die Verteilung nur grob aufzeigen.

C. unicornis ist gemäss vielen Autoren ([50], Zusammenstellung) ein Verwerter von pflanzlichem Detritus. Seine Verbreitung folgt dem Detritushorizont in der Sprungschicht [37]. Es kann angenommen werden, dass auf Grund der Ausdehnung des Epilimnions der Populationsschwerpunkt in den beiden Jahren in der Grenzschicht Epilimnion-Metalimnion lag: 1969 in I oberhalb 5 m (Epilimnion von 0 bis 4 m), 1970 in II unterhalb 5 m (Epilimnion von 5 bis 6 m). Als Nahrung kommt Feindetritus von Crypto- und Chrysophyceen-Zellen in Frage. Da sich diese zarten Flagellaten rasch zersetzen, ist eine Anhäufung von Detritus in der unteren Begrenzung des Epilimnions zu erwarten. Die gleichen Algen werden von den Brachioniden bevorzugt genutzt (vgl. 7). Dies erklärt das gleichzeitige Vorkommen von *C. unicornis* mit diesen Rotatorien.

Es ist vorwiegend das Licht, welches die negativ phototaktisch reagierende Form [45], die auch Vertikalwanderungen von einigen Metern durchführen kann (unter anderem [54, 61]), in die Tiefe verweist. An den beiden Fangdaten, an denen die Maxima auftraten, war schönes Wetter.

Im Juni 1971 waren in die Gallerten aller Kolonien mehrzellige Fäden der Blaualge *Phormidium mucicola* [70] eingelagert.

Die Art verhält sich im Sempachersee anders, als es PEJLER [45] beschreibt, der sie als eurytherm und gegenüber andern Umweltfaktoren tolerant darstellt.

4.22 Selten auftretende planktische Arten und eingeschwemmte Litoralformen

Es fanden sich je zweimal die Winterformen *Notholca squamula* ([1], 18. Februar 1969 im Lebendmaterial und am 14. Mai 1970 in I) und *Notholca limnetica* (30. April 1969 in I und II), ausserdem *Synchaeta* sp. (30. September 1970 bis zu Ende des Jahres vereinzelt in V–VIII), bei der es sich vermutlich um die kaltstenotherme *S. lakowitziana* gehandelt hat, die in Sommerfängen im Hypolimnion vorkommen kann [45], *Collotheca* sp. (9. Oktober 1969, Einzelexemplar in II), die durch Fussform und Lage der Eier auf *C. pelagica* hinwies, und schliesslich ein bdelloides Rädertier (1969 in den drei Herbstfängen, 1970 von Mitte Juni bis Ende des Jahres in den Fängen des Hypolimnions; im Herbst einmal im Lebensmaterial, konnte dort aber nicht bestimmt werden), das im Spätsommer 1970 zu einem kleinen Maximum kam.

Aus dem Litoral wurden *Lecane* sp. (24. Juni 1970 in VII, am 23. Dezember in IV), *Euchlanis* sp. (25. November 1969 in III) und *Lepadella acuminata* (9. September 1970 in VII) eingeschwemmt.

4.3 Produktionsvergleiche

Unter Produktion wird die Anzahl Individuen pro Volumeneinheit verstanden. Da es um Vergleiche zwischen ökologischen Gruppen, Familien und einzelnen Arten unter den Rotatorien geht und nicht Beziehungen dieser Planktonklasse zu andern Trophiestufen des Sees untersucht werden sollen, dürfen sicher die Individuenzahlen einander gegenübergestellt werden. Es handelt sich stets um einen Vergleich der Gesamtpopulationen unter der Flächeneinheit (dm^2) in der Untersuchungsperiode 1969/70.

4.31 Qualitative Vergleiche

Unter den 17 produktionsmässig ins Gewicht fallenden Arten (Tab. 3 und Tab. 4) sind 6 als perennierend, eurytherm zu bezeichnen, wobei *Asplanchna priodonta* und *Synchaeta pectinata* nicht in jeder Fangserie registriert wurden. Die 6 Arten wurden über das ganze Jahr in den Oberflächenschichten des Sees gefunden und vermochten sich dem grundsätzlich verschiedenen Milieu im Winter und demjenigen während der Sommerstagnation anzupassen. Mit Ausnahme von *Polyarthra vulgaris*, die einen unregelmässigen Produktionsverlauf aufwies, zeigten alle Vertreter in beiden Jahren Frühlings- bzw. Vorsommermaxima. Von ihnen kamen alle, ausser *Kellicottia longispina*, im Sommer oder Herbst zu weiteren eindeutigen Individuenhöchstwerten.

Von den drei kaltstenothermen Winterformen sind *Polyarthra dolichoptera* und *Keratella hiemalis* typische Vertreter. Das Maximum der ersten Art lag in den beiden Jahren vor demjenigen der Brachioniden, was unterstreicht, dass ihr Temperatur-optimumsbereich (= Bereich der stärksten Vermehrung) tiefer liegt. *K. hiemalis* kam zwar 1969 wie 1970 mit ihren nahen Verwandten zur grössten Entfaltung, ihre Population verlagerte sich aber mit stärkerer Erwärmung des Oberflächenwassers in die Tiefe. *Filinia terminalis* wird hier gemäss CARLIN [1] zu den Winterformen gestellt. Sie war zwar in beiden Jahren in jeder Fangserie vorhanden, fehlte aber während der Sommerstagnation im Epilimnion. Sie hat nach oben zitiertem Autor

Tabelle 3. Qualitative Verteilung der häufigsten Rotatorienarten (Gesamtpopulationen) und Lage der Maxima 1969. + Art vorhanden oder in geringerer Dichte, ++ in mittlerer Dichte vorhanden, +++ Dichtehöchstwerte, Maxima fettdruckt.

Table 3. Qualitative distribution of the most abundant Rotifer species (total populations) and peak concentration areas in 1969. + low density, ++ medium density, +++ high density, peaks in heavy type.

	9.4.	30.4.	13.5.	29.5.	16.6.	2.8.	14.8.	9.9.	9.10.	25.11.
Perennierende Formen										
<i>Keratella cochlearis</i>	+	+	+	+++	+	++	+	+	+	+
<i>Keratella quadrata</i>	+	+	+	+++	+	+	+	+	+	+
<i>Kellicotia longispina</i>	+	+	+	+++	+++	+	+	+	+	+
<i>Asplanchna priodonta</i>	+	+	+++	+++	+	+++	+	+++	+	+++
<i>Polyarthra vulgaris</i>	+	+	+	+	+	+++	+	+	+	+++
<i>Synchaeta pectinata</i>	+	+++	+++	+++	+	+	+	+	+	+
Winterformen										
<i>Keratella hiemalis</i>	+	+	+	+++	+					
<i>Polyarthra dochlichoptera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Filinia terminalis</i>	+	+	+++	+++	+++	+	+			
Frühlingsform										
<i>Conochilus unicornis</i>			+	+++	+	++	+			
Sommerformen										
<i>Trichocerca birostris</i>							+	+++	+	+
<i>Trichocerca roussseti</i>					nicht ausgezählt			+		
<i>Polyarthra maior</i>					+	+	+	+	+++	+
<i>Polyarthra remata</i>										+++
<i>Synchaeta kitina</i>					nicht ausgezählt					
<i>Ascomorpha saltans</i>							+	+++	+	+
<i>Pompholyx sulcata</i>							+++	+		
Artenzahl	9	9	10	10	10	8	(11)	(10)	(9)	(12)

eine eng begrenzte ökologische Valenz und erträgt deshalb die Umweltbedingungen im Epilimnion nicht.

Eine Ausnahme stellt *Conochilus unicornis* dar. Das Rädertier wird in der Literatur als eurytherm beschrieben und unter die perennierenden Arten eingeordnet [1, 45]. Im Sempachersee kam die Form in beiden Jahren wohl mit den perennierenden Arten zu einem Maximum, fehlte aber sowohl während des Winters wie auch während der Sommerstagnation, was allerdings nicht die Regel sein muss. Sie wird hier deshalb als Frühlingsform bezeichnet. Die restlichen 6 Rotatorienarten sind mit Ausnahme von *Polyarthra remata* eindeutige Sommerformen. Die wenigsten sind aber warmstenotherm, sondern vielmehr an die speziellen Verhältnisse des Oberflächenwassers während der Stagnationsperiode angepasst.

Ein Vergleich der Artenzahl im Winter bis Frühling mit derjenigen von Sommer und Herbst 1970 (Tab. 4) zeigt ein Übergewicht in der zweiten Jahreshälfte, in der im Durchschnitt zwei Arten mehr vorhanden sind. Werden auch die seltenen pelagischen Formen miteinbezogen, verschiebt sich das Verhältnis noch deutlicher zugunsten der warmen Jahreszeit.

4.32 Quantitative Vergleiche

Ein quantitativer Produktionsvergleich (Abb. 22) zeigt, dass nur wenige Arten im Jahresverlauf produktionsbiologisch ins Gewicht fallen.

Von den perennierenden Arten sind es die Brachioniden, die als Massenformen auffallen. *Kellicottia longispina*, in geringerem Mass auch *Keratella quadrata*, finden sich vor allem im Frühling bis Vorsommer in grosser Dichte vor, während *Keratella cochlearis* mit der absolut grössten Produktion während der ganzen warmen Seeperiode das Planktonbild prägt. Auch *Synchaeta pectinata* (1970) wie *Asplanchna priodonta* (1971) können im Frühling während kurzer Zeit massenhaft auftreten. Die zwei grossen Rotatorien dürften Nahrungsmengen in der Grössenordnung derjenigen kleinerer Crustaceen umsetzen.

Unter den Winterformen (22a) kann bei günstigen Umweltsbedingungen auch *Polyarthra dolichoptera* für kurze Zeit zu Populationsdichten kommen, wie sie sonst nur *Keratella cochlearis* erreicht (1970). Die Art wird immer dann grosse Populationen aufbauen können, wenn die Temperatur im Frühling nicht zu rasch ansteigt, so dass sie sich dank des tieferen Temperaturoptimums rechtzeitig vor anderen Massenformen, wie den Brachioniden, durchzusetzen vermag. Das gleiche dürfte für *S. pectinata* gelten. Auch *Filinia terminalis* kann im Vorsommer über längere Zeit individuenmässig stark vertreten sein.

Bei den Sommerformen (Abb. 22b, c) haben wohl stets nur wenige Arten, die zufällig aussergewöhnlich gute Umweltbedingungen antreffen, die Möglichkeit, zu überdurchschnittlichen Dichten zu kommen. Ein Beispiel dafür sind *Pompholyx sulcata* (Mitte August 1969) und in geringerem Mass auch *Trichocerca rousseleti* (Mitte Oktober 1970); letztere Form fällt auch bei grosser Individuendichte im See nie ernsthaft ins Gewicht.

4.33 Die Gesamtproduktionskurve

Wird die Gesamtheit unter der Flächeneinheit vorhandenen Rotatorien im Jahresverlauf verglichen, zeigt sich sowohl 1969 wie 1970 ein mächtiges Vorsommer-

Tabelle 4. Qualitative Verteilung der häufigsten Rotatorienarten (Gesamtpopulationen) und Lage der Maxima 1970. + Art vorhanden oder in geringer Dichte, ++ in mittlerer Dichte vorhanden, +++ Dichtehöchstwerte, Maxima fettgedruckt.

	6.1.	21.1.	10.2.	3.3.	17.3.	30.3.	28.4.	14.5.	28.5.	11.6.	24.6.
Perennierende Formen											
<i>Keratella cochlearis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	++	+++	+++
<i>Keratella quadrata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	++	+++	++
<i>Kellicottia longispina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	++	+++	+++
<i>Asplanchna priodonta</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+++	++	
<i>Polyarthra vulgaris</i>	+	+	++	+	++	+	+	++	+	+	+
<i>Synchaeta pectinata</i>	+	+	+	+	+	+		+	+++	+	
Winterformen											
<i>Keratella hiemalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	++	+++	+
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	+		+		+	+	+	+	+++		+
<i>Filinia terminalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	++	+++	++
Frühlingsform											
<i>Conochilus unicornis</i>									+	+++	++
Sommerformen											
<i>Trichocerca birostris</i>											
<i>Trichocerca rousseleti</i>											
<i>Polyarthra maior</i>											
<i>Polyarthra remata</i>	+	+	+	+	+	+					
<i>Synchaeta kitina</i>											
<i>Ascomorpha saltans</i>											
<i>Pompholyx sulcata</i>											
Artenzahl	10	9	10	9	10	10	8	9	10	10	8

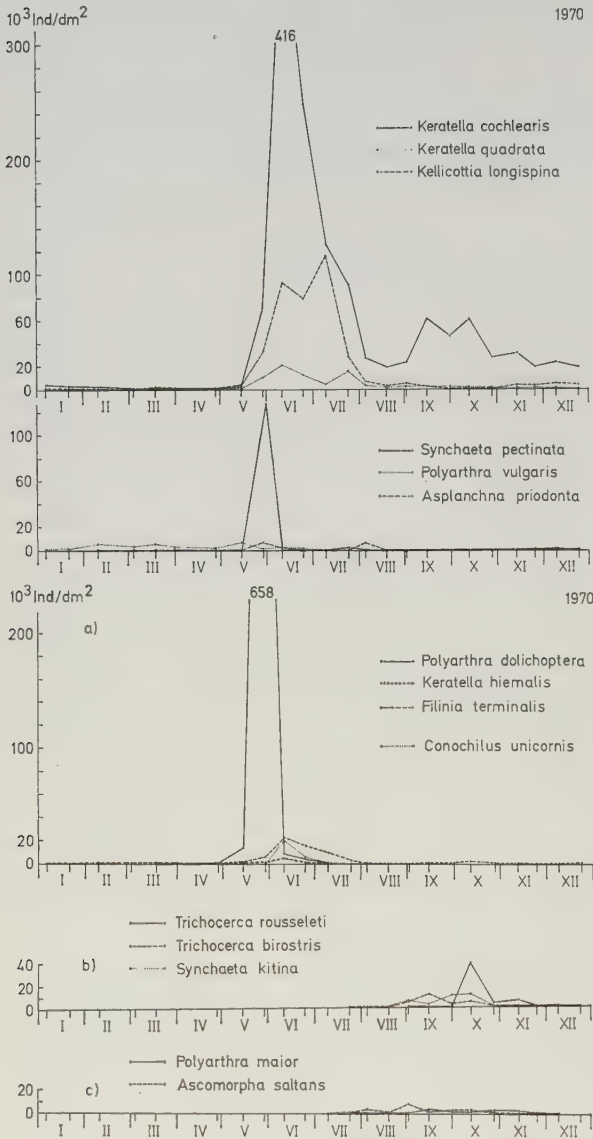


Abb. 22. Quantitativ Vergleich der produktionsmässig wichtigsten Rotatorienarten (Individuen unter 1 dm² 1970); perennierende Arten, a Winterformen und die Frühlingsform *Conochilus unicornis*, b, c Sommerformen. Fig. 22. Quantitative comparison of the most important Rotifer species of the lake in 1970 (individuals below 1 dm²); perennial forms, a winter forms and *Conochilus unicornis*, b, c summer forms.

maximum (Abb. 23); im ersten Jahr sind es 0,861, im zweiten 0,915 Mio. Rädertiere unter 1 dm². Die durchschnittliche Gesamtpopulation im Winter 1970 (Anfang Januar bis Mitte Mai) beträgt nur 1% des Jahreshöchstwertes. Auch von Spätsommer bis Jahresende sind stets weit weniger Rotatorien im See vorhanden. Auch 1969 wurde sicher kein nur annähernd so grosses zweites Maximum erreicht. Im Kurvenverlauf von April bis Mitte Mai spiegelt sich in beiden Jahren die ungleiche Temperaturentwicklung wider (vgl. 3.1).

4.34 Prozentuale Verteilung in den Fängen

Am Gesamtindividuen-Höchstwert von 1969 bestreiten *Keratella cochlearis* 85% die übrigen Brachioniden 10% und den Rest verschiedene andere Arten (darunter *Synchaeta pectinata* mit dem Jahresmaximum). Beim Maximum 1970 stellen die Synchaetiden den weitaus grössten Prozentanteil: *Polyarthra dolichoptera* mit 72% und *Synchaeta pectinata* mit 14% (Frühlingsmaxima der beiden Arten). Die Brachioniden hingegen kommen zusammen auf nur 12%. Vierzehn Tage später allerdings zeigt sich eine völlig andere Situation. *Keratella cochlearis* erreicht die grösste Dichte. 70% aller vorhandenen Rädertiere sind ihr zuzurechnen.

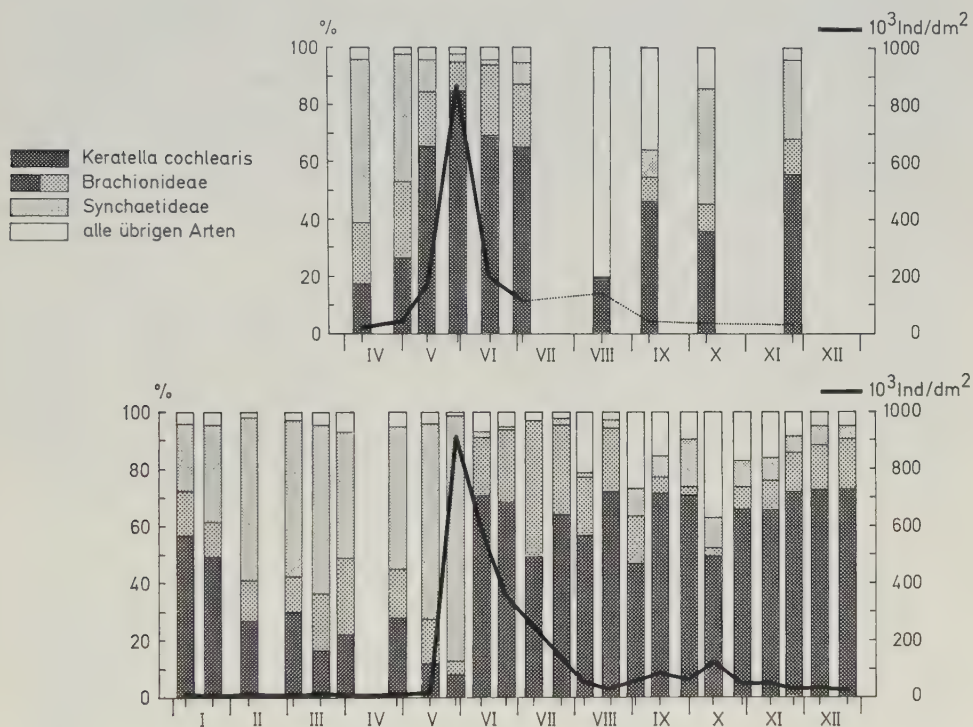


Abb. 23. Gesamtrotatorien-Produktion im Jahresverlauf (1969, 1970; Total der Individuen unter 1 dm^2) und prozentualer Anteil von *Keratella cochlearis*, der Familien der Brachioniden und Synchaetiden sowie der übrigen Arten in jeder eingebrachten Probeserie.

Fig. 23. Total Rotifer production in each sampling series during 1969 and 1970 (individuals below 1 dm^2) and the proportion of *Keratella cochlearis* in per cent, the families of the Brachionidae and Synchaetidae as well as the remaining species.

Keratella cochlearis stellt im Sempachersee die wichtigste Vertreterin unter den Rädertieren dar. Im ersten Untersuchungsjahr kommt sie im Durchschnitt mit 48,5%, im zweiten mit 50,5% in allen eingebrachten Probeserien vor. Während der Sommerstagnation 1970 (Mitte Juni bis Ende Oktober) bestreitet sie durchschnitt-

lich 62,1% des Rotatorienplanktons. Nach GLIWICZ [19] machte *K. cochlearis* in polnischen Seen verschiedenen Eutrophiegrades ebenfalls oft über 50% der Rotatoriengesellschaft aus. Die Brachioniden fallen dank dieser Art als Familie am stärksten ins Gewicht: 1969 63,2%, 1970 66,9% im Jahresdurchschnitt. Während der Sommerstagnation 1970 machen sie sogar durchschnittlich 80,1% der vorhandenen Rädertiere aus. Die zweite wichtige Familie, die Synchaetiden, dominieren im Winter 1970 im Durchschnitt mit 52,8%. Während der Stagnationsperiode im Sommer bestreiten sie aber nur knapp 7% des Rädertierplanktons. Da 1969 *Polyarthra maior* und *P. vulgaris* in dieser Zeitspanne häufiger sind, dürfte ihr Anteil auf Kosten der Brachioniden höher sein.

Alle übrigen Arten machen 1970 zusammen im Jahresdurchschnitt nur rund 8% aus. Während der Sommerstagnation liegt aber ihr Prozentsatz fast doppelt so hoch (14,1%). Von August bis Oktober fallen die Maxima der Sommerformen ins Gewicht. *Trichocerca rousseleti* hat mit 30% Mitte Oktober den grössten Anteil unter den übrigen Arten, deren Durchschnittswert während der Sommerstagnation 1969 allgemein höher liegen dürfte. *Pompholyx sulcata* kommt im Fang vom 19. August auf 79%, und am 9. September weisen *Trichocerca birostris* und *Asplanchna priodonta* hohe Dichten auf. Sie nehmen zusammen 29% für sich in Anspruch.

4.35 Räumliche Verteilung

Die 17 Arten haben ihre Maxima mit Ausnahme von *Conochilus unicornis* (lichtreizbedingt) und den Winterformen *Keratella hiemalis* und *Filinia terminalis* (temperaturbedingt) in der obersten Tiefenstufe von 0 bis 5 m. Während des Sommers kann ausserdem *Kellicottia longispina* ihre Produktion in tiefere Wasserschichten verlegen (5–11 m). Bei grossen, im Hypolimnion auftretenden Tierdichten (zum Beispiel *Kellicottia longispina*, Ende Mai und Anfang Juli 1969, bzw. im Juni und Juli 1970) handelt es sich fast durchwegs (sichere Ausnahme *Filinia terminalis*) um Tiere, die aus der trophogenen Schicht aussinken, also um überalterte, sterbende Populationen. Die grösste Vermehrung findet im Frühling bis Vorsommer statt, wenn im See noch keine thermische Schichtung ausgebildet ist. Für die meisten Arten sind nur die Oberflächenschichten von Bedeutung, in denen sich zuerst optimale Temperaturen für die Entfaltung einstellen. Während der Stagnationsperiode im Sommer liegt die grösste Produktion im Epilimnion. Zu Beginn und während der Sommerstagnation 1970 finden sich durchschnittlich 70,2% der Rädertiere in 0–11 m. Die tiefsten Prozentwerte können Ende Juni bis Anfang Juli registriert werden, also zur Zeit des Populationszusammenbruchs der dominierenden Arten.

4.36 Qualitative Vergleiche mit früheren Jahren

Die noch vorhandenen, von GROBE [22] in den Jahren 1948–1952 während der Produktionsperiode aus den Oberflächenschichten eingebrachten Schliessnetzfänge wurden auf Rotatorien hin untersucht³⁾. Bei den 19 gefundenen Arten dürfte es sich nur um die wichtigsten handeln, denn es wurden nur relativ wenige, mit einem für gewisse Rädertiere bereits zu weitmaschigen Schliessnetz gewonnenen Proben bear-

³⁾ 1948 wurden 2 Fänge, 1949 4 Fänge, 1951 6 Fänge und 1952 1 Fang untersucht. Die Proben wurden freundlicherweise von Frau Dr. D. Grobe zur Verfügung gestellt.

beitet. Im Vergleich mit der Periode 1968–1972⁴⁾ waren in den fünfziger Jahren nicht weniger produktionsmässig wichtige Arten vorhanden, in den 20 Jahren sind aber Arten aus dem Plankton verschwunden und neue hinzugekommen.

Trichocerca capucina, *Chromogaster ovalis* und *Polyarthra euryptera* sowie *Keratella cochlearis* var. *hispidus* wurden in der Periode 1968–1972 nicht gefunden. Die eine oder andere Art könnte allerdings in den letzten Jahren vor der Untersuchungsperiode aufgetaucht sein oder auch in künftigen Jahren im See wieder erscheinen. So fehlte zum Beispiel *Gastropus stylifer* 1969/70 im Plankton und fand sich 1971 ziemlich zahlreich ein. In der Artenliste der Untersuchungsperiode 1948–1952 andererseits fehlen sicher *Keratella quadrata* und *Pompholyx sulcata*. Das erste Rädertier wäre als perennierende Form in jedem Fang zu erwarten gewesen (vgl. Abb. 7). Die zweite Art hätte bei Vorhandensein wenigstens in einem der Herbstfänge der vier Jahre auftauchen müssen. Im fixierten Material aus dieser Zeit konnten zwei *Synchaeta*-Arten sicher auseinandergehalten, nicht aber eindeutig bestimmt werden (vermutlich *Synchaeta pectinata* und *Synchaeta kilina*). Auch steht nicht eindeutig fest, ob *Polyarthra dolichoptera* wirklich vorhanden war. Die Masse wiesen auf diese Art hin, doch konnten Ventralanhänge nicht beobachtet werden. Mit Ausnahme der vier oben angegebenen Rädertiere figurieren alle in der Untersuchungsperiode 1948–1952 gefundenen Formen auch in der heutigen Artenliste.

HEUSCHER [26] hat im Sempachersee zu Anfang und Ende September sowie anfangs Dezember 1894 drei Fänge untersucht und insgesamt 7 Rädertierarten gefunden. Ausser *Floscularia* sp. (Synonym *Collotheca* sp.; es kann nicht überprüft werden, ob es sich um die gleiche Art handelte wie 1970; vgl. 4.22) sind alle Formen heute noch im See vorhanden. Für seine *Polyarthra platyptera* könnte *P. vulgaris* (und) oder *P. maior* eingesetzt werden. Im Gegensatz zum Rotatorienplankton um die Jahrhundertwende sind heute im Spätsommer bis Herbst 11 bis etwa 13 zahlenmässig bedeutende Arten zu erwarten (Tab. 3 und 4).

4.4 Diskussion

Es sollen hier die *Individuenzunahme* der Rädertiere in den letzten 20 Jahren, die *Artenzunahme* von der Jahrhundertwende bis zu den fünfziger Jahren und das Auftreten von Arten, die als *Indikatororganismen* für eutrophe Bedingungen gelten [30, 46], behandelt werden. Alle Probleme stehen mit dem Eutrophierungsprozess im See in Zusammenhang. Auf die generellen Beziehungen zwischen den Rotatorien und der Eutrophierung soll in der Schlussdiskussion (8) eingegangen werden.

Individuenzunahme: Die Rädertiere haben in den letzten 20 Jahren individuenmässig stark zugenommen (Geigy und Grobe, mündliche Mitteilung auf Grund von Beobachtungen bei jährlichen Exkursionen). Ein quantitativer Vergleich mit früheren Jahren ist nur bei *Asplanchna priodonta* möglich, einer Art, die schon um die Jahrhundertwende im Plankton des Sempachersees vorhanden war [26]. GROBE [22] hat das Rädertier in den Jahren 1949–1951 zusammen mit dem Crustaceenplankton ausgezählt. Sie fand stets nur einen Individuenhöchstwert im Juni (vgl. Abb. 13). Der grösste Literwert wurde mit 27,5 Tieren registriert. 1969 wie 1970 waren über

⁴⁾ 1968 wurden im Rahmen einer Praktikumsarbeit von Juli bis Oktober monatlich Schliessnetzprobeserien bearbeitet. 1972 wurden zwei von R. Jaussi eingebrachte Netzzüge (August und September) untersucht (in beiden Jahren kam ein 45- μ -Schliessnetz zur Anwendung).

100 Asplanchnen im Liter vorhanden, und bei günstigeren Umweltbedingungen kann die Art auf wesentlich höhere Dichten kommen: Im Frühling 1971 wurden 760 Individuen/l (13. Mai, 2 m), 1972 960 Individuen/l ([31], 24. Mai, 2 m) gefunden. Allerdings wurden von 1949 bis 1951 nur monatlich Proben eingebracht. Gerade die Untersuchungsperiode im Frühling 1971 hat bestätigt, dass *A. priodonta* imstande ist, ausgehend von wenigen Individuen, innert Tagen ein Maximum aufzubauen. Andererseits kann die Population in der gleich kurzen Zeitspanne zusammenbrechen (Abb. 31). Es könnten damit in den fünfziger Jahren Höchstwerte übersehen worden sein.

Tabelle 5. Höchstliterwerte und dichteste Populationen unter 1 dm² der häufigsten Rotatorienarten in der Untersuchungsperiode 1969/70.

Table 5. Highest number of individuals per liter and densest populations below 1 dm² of the most abundant Rotifer species during the investigation period 1969/70.

	Datum	Höchst- literwerte	Individuen- maximum unter 1 dm ² (10 ³ Individuen)
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	28. 5. 1970	8950	658,2
<i>Keratella cochlearis</i>	29. 5. 1969	5942	731,6
<i>Synchaeta pectinata</i>	28. 5. 1970	2450	127,0
<i>Pompholyx sulcata</i>	14. 8. 1969	1138	112,5
<i>Trichocerca rousseleti</i>	13. 10. 1970	680	36,8
<i>Kellicottia longispina</i>	11. 6. 1970	581	117,3 (9. 7. 1970)
<i>Filinia terminalis</i>	11. 6. 1970	363	23,6
<i>Keratella quadrata</i>	29. 5. 1969	341	45,6
<i>Conochilus unicornis</i>	11. 6. 1970	318	19,5
<i>Synchaeta kitina</i>	30. 9. 1970	144	11,2 (13. 10. 1970)
<i>Trichocerca birostris</i>	15. 9. 1970	143	10,9
<i>Ascomorpha saltans</i>	2. 9. 1970	132	7,2
<i>Asplanchna priodonta</i>	28. 5. 1970	125	6,8
<i>Polyarthra maior</i>	9. 10. 1969	117	8,4
<i>Keratella hiemalis</i>	29. 5. 1969	94	8,7
<i>Polyarthra vulgaris</i>	14. 5. 1970	90	6,5

Zu kurzzeitigen Maxima, die mit Algenmassenentfaltungen zu vergleichen sind, kamen auch weitgehend herbivore Arten, Detritusfresser und Räuber (*Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta pectinata*, *Pompholyx sulcata*, *Trichocerca birostris*). Länger dauernde intensive Produktionsphasen fanden sich, mit Ausnahme von *Keratella hiemalis*, bei den Brachioniden. Die Aufstellung in Tabelle 5 zeigt, dass vier Rotatorienarten in der Untersuchungszeit von 1969/70 zwischen 1000 und 9000 Individuen/l erreichten. Im Vergleich mit der Literatur wurden in als eutroph eingestuften Seen [1, 37, 45, 46] keine ähnlichen Höchstwerte festgestellt.

Artenzunahme: Die Artenliste der fünfziger Jahre, die auf Grund der nachträglich auf Rotatorien durchgesehenen Schliessnetzflänge aufgestellt wurde, ist im Spätsommer umfangreicher als diejenige, die HEUSCHER [26] für anfangs September 1894 angibt.

Epilimnische Planktonfänge aus dem Spätsommer eignen sich nach PEJLER [46] am besten als Basis für faunistische Vergleiche. Zu dieser Jahreszeit sind, was Rotatorien betrifft, die grössten Abweichungen zwischen Gewässern verschiedenster Trophiestufen zu verzeichnen. Sicher treten auch in ein und demselben See bei einer Trophieverschiebung im Laufe der Zeit Unterschiede in der spätsommerlichen Rotatorienfauna auf.

In seiner Liste sind keine für eutrophe Bedingungen charakteristische Rädertierarten ([30, 46] aufgeführt. Andererseits fand er eine *Floscularia* (Synonym *Collotheca*) ziemlich zahlreich vor, die in den fünfziger Jahren nicht beobachtet wurde. Bei der in der Untersuchungsperiode 1969/70 gefundenen *Collotheca* sp. handelt es sich mit einiger Sicherheit nicht um das gleiche Rädertier. NIPKOW [39] stellte im Vergleich mit der von Heuscher 1911 für den Zürichsee aufgestellten Artenliste fest, dass die Zahl der Rotatorienarten in den letzten 50 Jahren dort um etwa 30 gestiegen ist.

In der Rotatorienliste von GEIGY und GROBE [13] (1949/50) sind nur einige wenige der damals vorhandenen Arten aufgeführt (vgl. 4.36). *Brachionus angularis* wurde in den nachträglich durchgesehenen Schliessnetzfangen nicht wiedergefunden. Hinter *Polyarthra platyptera* Ehrenberg (1938) sind mehrere *Polyarthra*-Arten vereinigt.

Artenverschiebung: Die Artenzahl scheint in den letzten 20 Jahren nicht weiter zugenommen zu haben, hingegen erfolgte eine Artenverschiebung. Bei den heute fehlenden bzw. neu hinzugekommenen Arten (vgl. 4.36) handelt es sich mit Ausnahme von *Keratella quadrata* um Sommerformen. Diese Tatsache deutet darauf hin, dass im Epilimnion Veränderungen stattgefunden haben (vgl. 8). Es entstanden neue ökologische Nischen, bestehende verschwanden.

Ein Beispiel gibt die Familie der Gastropodidae: *Gastropus stylifer*, eine vor 20 Jahren im Sommer und Herbst regelmässig vorhandene, nachweisbar meist dominierende Art, kann heute in gewissen Jahren vollständig fehlen (1969, 1970). Auch HEUSCHER [26] hat das Rädertier im September 1894 in grosser Zahl festgestellt. *Ascomorpha saltans* war in den vorliegenden Untersuchungen regelmässig zugegen und kam 1970 und 1972 zu einer massenhaften Entwicklung. In den Schliessnetzfangen von 1948 bis 1952 wurde nur ein Exemplar gefunden (2. Juni 1950). Der in den fünfziger Jahren häufige *Chromogaster ovalis* schliesslich fehlt heute vollständig im Plankton, obwohl es der monophagen Art, die ausschliesslich auf *Ceratium hirundinella* spezialisiert ist [32], keineswegs an Beutestücken fehlen würde.

Indikatororganismen: PEJLER [46] und JÄRNEFELT [30] haben auf Grund eines umfangreichen Planktonmaterials aus Gewässern Zentralschwedens bzw. Finnlands und Beobachtungen anderer Autoren ([46], Zusammenstellung) unter anderem für eutrophe Seen charakteristische Rotatorienarten gefunden. In den Artenlisten des Sempachersees figurieren davon 1968–1972 *Keratella quadrata*, *Trichocerca birostris* und *Pompholyx sulcata*, 1948–1952 *Trichocerca birostris* und *Polyarthra platyptera*, ausserdem die weniger eindeutigen Indikatoren [46] *Keratella cochlearis* var. *hispidula* und *Trichocerca capucina*. Es erstaunt, dass es sich im Vergleich mit den fünfziger Jahren bei den heute fehlenden bzw. neu hinzugekommenen Arten, mit Ausnahme von *Chromogaster ovalis*, um solche Indikatororganismen handelt. Der fortschreitenden Eutrophierung gemäss sind heute zwei eindeutige Leitarten für eutrophe Bedingungen dazugekommen: *Keratella quadrata* mit teilweise massenhaftem Auftreten über längere Zeit (Abb. 7) und *Pompholyx sulcata*, eine Form, die kurzfristig auf

ausgeprägte Dichten kommen kann (Abb. 19). Warum der heutigen Rotatorienfauna andererseits drei eutrophe Indikatoren fehlen, ist nicht zu erklären. Die *Keratella*-Varietät und *Trichocerca capucina* waren in den Proben der fünfziger Jahre häufig, während *Polyarthra platyptera* seltener zu beobachten war.

Es können heute während des Spätsommers 11–13 Arten von Bedeutung erwartet werden. Wird die Zahl der gefundenen Indikatororganismen in Relation zum Total der anzutreffenden Formen gesetzt, so ergibt sich, dass rund 20% der vorhandenen Rotatorienarten auf eutrophe Bedingungen hinweisen. PEJLER [46] fand in eutrophen Seen bei ungefähr gleicher Gesamtartenzahl durchschnittlich höhere Prozentsätze an Leitorganismen. Im Vergleich mit eutrophen Seen ist die Artenzahl im untersuchten Gewässer klein; es wären allerdings im Sempachersee sicher noch ein paar seltene Formen zu finden. Im Zürichsee [39], im See Erken [37] und im Motalaström [1] wurden rund doppelt so viele Arten gezählt, und der Prozentsatz eutropher Indikatororganismen liegt hier wesentlich höher, fanden sich doch in den betreffenden Artenlisten 9–10 Leitformen vor.

Der Sempachersee müsste demnach, auf Grund der Rotatorienfauna und übereinstimmend in bezug auf seine Nährstoffverhältnisse [47], als mesotroph eingestuft werden. Es gilt aber zu bedenken, dass diese biologische Charakterisierung tatsächlich nur Hinweise auf die Trophiestufe eines Gewässers geben kann.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass der Sempachersee an Rotatorien artenarm, aber sehr individuenreich ist.

5. Populationsdynamische Untersuchungen an *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata* und *Kellicottia longispina*

Zu bestimmten Zeitpunkten gemessene Individuendichten sagen nichts über die tatsächliche Produktion, sondern nur etwas über den Nettoertrag einer Rotatorienpopulation aus. Es war bei den über das Jahr dominierenden Arten (vgl. Abb. 22) von Interesse, die exponentiellen Wachstumsphasen und die Zeiten intensiver Reproduktion genauer zu bestimmen, unter anderem in Hinblick auf bestehende Nahrungsbeziehungen zu Nannoplanktonalgen (7). Die Untersuchungen der Jahre 1969 und 1970 machen deutlich, dass im Frühling bis Vorsommer die Beziehungen zwischen Umweltfaktoren und Vermehrung sowie Bestand am klarsten sind. Die Untersuchungsperiode 1971 (April bis Juli) sollte die Resultate der Vorjahre ergänzen und erhärten. *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* und *Kellicottia longispina* erfüllen die Voraussetzungen für populationsdynamische Untersuchungen: Bei den drei Arten sind Eizählungen möglich, sie sind perennierend und kommen im Jahresverlauf in statistisch genügend hoher Anzahl vor.

5.1 Berechnung der Reproduktionsrate

ELSTER [7] hat, basierend auf der Eiproduktion, Untersuchungen über die Populationsdynamik planktischer Crustaceen durchgeführt. EDMONDSON [3–6] hat ähnliche Berechnungen auch bei Rotatorien angestellt. Nach ihm [3] ist die Eirate E das Verhältnis zwischen den in einem Fang gezählten Eiern und dem Total der vorhandenen ♀♀. Ist die Eientwicklungszeit D bekannt (Durchschnittszeit von der Eiablage bis zum Schlüpfen des Jungtieres = Dauer des Embryonalstadiums), kann

mit Hilfe der Eirate E eine tägliche Reproduktionsrate B berechnet werden, die angibt, wie viele Eier pro ♀ und Tag abgelegt werden. Es gelten folgende Beziehungen:

$$B = E/D, \text{ demnach gilt auch } E = BD.$$

Die Eiablage rate B gibt für die Gesamtpopulation den durchschnittlichen täglichen Eizuwachs pro ♀ an. Die oben angegebene Formel gilt unter der Annahme, dass sich die Generationen überlappen, also jederzeit Tiere jeden Alters vorhanden sind und die Eiablage zu jeder Tageszeit erfolgt, die Reproduktion also kontinuierlich ist. In Wirklichkeit sind diese Voraussetzungen nicht alle gegeben.

EDMONDSON [3, 6], POURRIOT und HILLBRICHT-ILKOWSKA [53] und POURRIOT und DELUZARCHES [52] haben für *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* und *Kellicottia longispina* die Eientwicklungszeit D bzw. $1/D$ für den Temperaturbereich zwischen 10°C und 20°C experimentell bestimmt und innerhalb dieses Temperaturintervalls zwischen der reziproken Eientwicklungszeit und der Temperatur eine lineare Abhängigkeit gefunden. Bei Temperaturen unterhalb 10°C und über 20°C biegen die Kurven in der Regel um (sigmoider Kurvenverlauf [52]).

Die Reproduktionsrate B wurde bei den drei Arten 1969/70 aus den Durchschnittsliterwerten der zwei obersten Tiefenstufen (0–5 m und 5–11 m) ermittelt, indem zuerst aus der Zahl der gefundenen Eier und dem Total der vorhandenen ♀♀ die Eirate E errechnet wurde.

Auch abgefallene Eier, bei denen es sich meist um Zweiteier handelte, wurden miteinbezogen, wenn sie eindeutig einer Art zugeordnet werden konnten. In den Frühlingsfängen fanden sich die Zweiteier von *Kellicottia* fast durchwegs frei im fixierten Material vor. Sie gingen den Tieren aber mit Sicherheit nicht beim Filtrieren (vgl. 2.1), sondern beim Fixieren verloren. Auch den ♀♀ von *Keratella quadrata* fehlte ein kleiner Prozentsatz von Zweiteiern, während sich Eier von *K. cochlearis* nur selten frei herumliegend fanden.

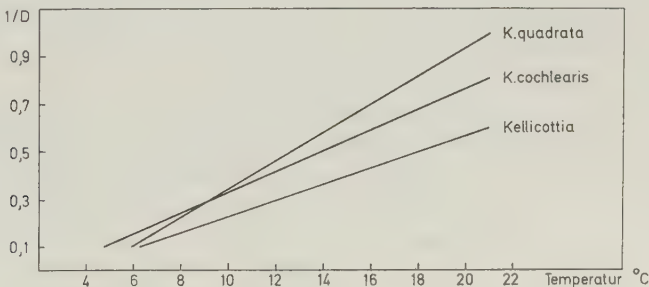


Abb. 24. Reziproke Werte der Eientwicklungszeit (D) in Abhängigkeit von der Temperatur; *Keratella cochlearis* und *Kellicottia longispina*: Werte nach EDMONDSON [6], *Keratella quadrata*: Werte nach POURRIOT und DELUZARCHES [52].

Fig. 24. Rate of development of eggs ($1/D$) of *Keratella cochlearis* and *Kellicottia longispina* (data according to EDMONDSON [6]) and *Keratella quadrata* (data according to POURRIOT and DELUZARCHES [52]).

Der reziproke Wert der Eientwicklungszeit ($1/D$) wurde dann mit E multipliziert. Der entsprechende $1/D$ -Wert wurde den Kurven in Abb. 24 für die Temperatur der jeweiligen Tiefenstufe am Fangtag entnommen. Bei den Punktfängen von Frühling–

Vorsommer 1971 (Probenahme «Floss»; vgl. 2.1), war die jeweilige Temperatur in 2, 5 und 10 m für die Berechnung massgebend.

Für alle Brachioniden wurde ein Tiefstwert von $1/D = 0,1$ angenommen. Für *Keratella quadrata* zum Beispiel wurde mit diesem Wert gerechnet, wenn die Fangtemperatur 6°C und weniger betrug. Es wird damit angenommen, dass für diese Art auch bei Temperaturen unter 6°C die Eier zu ihrer Entwicklung nicht länger als 10 Tage benötigen. Bei tiefen Temperaturen sind aber, schon auf Grund der geringen Individuendichten, Fehler bei der Eirate zu erwarten, so dass die *B*-Werte nicht zuverlässig sind.

5.11 Beziehung zwischen Reproduktionsrate, Eirate und Populationsdichte

Die Eirate sagt über den eigentlichen Zuwachs an neuen Tieren wenig aus, da die Eientwicklungszeit temperaturabhängig ist. In ihr spiegelt sich höchstens die Qualität der Umweltbedingungen wider. Wenn die Eier einer Art bei 10°C zwei und bei 20°C einen Tag zu ihrer Entwicklung benötigen, so ist die Reproduktionsrate *B* bei gleich grosser Eirate (zum Beispiel 0,5 Eier/♀) im zweiten Fall doppelt so gross wie im ersten (0,5 bzw. 0,25 Eier/♀ je Tag). Bei exponentieller Vermehrung kann demnach bei gleich hoher Eirate in Seewasser von 20°C eine um ein Vielfaches dichtere Population als in solchem von 10°C erwartet werden.

Andererseits ist die Individuendichte nicht direkt von der Reproduktionsrate abhängig. Es ist mit Umweltfaktoren zu rechnen, die sich gegen eine unbeschränkte Individuenzunahme wenden. Ein nachhaltiger Räubereinfluss zum Beispiel kann trotz hoher Reproduktionsrate bewirken, dass die Populationsdichte stagniert oder zurückgeht (vgl. 5.23, 5.3).

Die Populationsdichte hängt von der Beeinflussung der Lebensdaten der einzelnen Rädertierarten durch Umweltfaktoren ab. Die Temperatur und die Nahrung zum Beispiel wirken aber nicht in gleicher Weise auf das Lebensschema eines Rädertiers. Bei der Temperatur kann angenommen werden, dass durch sie alle Lebensdaten betroffen werden. Nach HALBACH [25] verändern sich diese mit steigender Temperatur zugunsten einer schnelleren Vermehrung.

Vor allem von der Nahrung hängen die Juvenilphase (Zeit vom Schlüpfen des Jungtiers bis zum Anheften des ersten Eies) und damit die Dauer der Generationszeit (Juvenilphase plus Eientwicklungszeit [52]), die Zahl der Nachkommen pro ♀ sowie die Intervalle zwischen den Eiablagen ab. Nach EDMONDSON [6] ist vermutlich auch die Lebensdauer nahrungsabhängig. Die Eientwicklungszeit bzw. die Geschwindigkeit der Eientwicklung wird nur durch die Temperatur beeinflusst.

5.12 Fehlermöglichkeiten bei der Berechnung der Reproduktionsrate

Das Eier-♀-Verhältnis, das sich auf die Gesamtpopulation bezieht, kann verfälscht werden, wenn sexuelle Phasen auftreten. Befinden sich miktische ♀♀ ohne Fortpflanzungsprodukte im auszuzählenden Fang, so können sie nicht von den amiktischen unterschieden werden. Die Eirate wird zu klein ausfallen. Solche Fehler sind bei *Keratella quadrata* zu erwarten. Allerdings waren zur Zeit des Populationsmaximums stets nur wenige ♂-Eier oder dauereiertragende ♀♀ vorhanden.

Die Berechnung von *E* und *B* baut auf der Gesamtpopulation auf, in der es nicht möglich ist, die verschiedenen Altersstufen, also unter anderen die unreifen und

senilen Tiere, zu unterscheiden. Eine Verschiebung in der Altersstruktur der Gesamtpopulation, etwa wegen einer plötzlichen Zunahme der unreifen Jungtiere oder wegen Überalterung derselben, bringt eine Änderung der Ei- bzw. Reproduktionsrate mit sich (vgl. [6], S. 98ff.).

Andererseits sind abgestorbene Tiere relativ leicht zu erkennen. Gemäss Beobachtungen an Lebendmaterial setzt sofort nach dem Absterben eines Tieres der autolytische Abbau ein. Die Weichteile der Rädertiere lösen sich bei Zimmertemperatur innert Minuten auf.

Das Eier-♀♀-Verhältnis kann in tieferen Wasserschichten durch absinkende senile oder geschwächte Tiere aus höher gelegenen Tiefenstufen verfälscht werden. Solche Individuen fallen gehäuft am Ende von Vegetationsperioden in tieferen Wasserschichten an (vgl. zum Beispiel Abb. 9). Die Vermehrung ist zu dieser Zeit jedoch stets gering. Über das Ausmass ständiger Absinkbewegungen auf kleinstem Raum während einer positiven Populationsentwicklung können keine Angaben gemacht werden.

Bei Punktfängen können sich Fehler in der Berechnung der Eirate ergeben, wenn die Altersstruktur in der Wohnschicht einer Population vertikal verschieden ist, denn es wird nicht stets bei jedem Fang der gleiche Populationshorizont getroffen. Es ist damit zu rechnen, dass die Lage des Populationsschwerpunktes zum Beispiel mit der Einstrahlung variiert. Bei Arten, die tägliche, lichtbedingte Vertikalwanderungen von einigen Metern durchführen (zum Beispiel *Kellicottia longispina* [54, 61]), werden solche Fehler noch grösser ausfallen. Ausserdem wird bei diesen Arten die tatsächliche Eientwicklungszeit anders sein als die auf Grund der Fangtemperatur errechnete. Gerade bei ausgeprägten Temperaturgradienten im Frühling und Sommer suchen die Tiere nachts die warmen Oberflächenschichten auf und wandern tagsüber in tiefere Wasserschichten. Die Eier sind demnach im Tagesablauf verschiedenen Temperaturen ausgesetzt.

5.2 Beschreibung der Resultate

5.21 Vergleich der Arten

1969/70: Die Kurven der Ei- und Reproduktionsraten der drei Arten zeigen nach Abb. 25 und 26 in der Tiefenstufe 0–5 m untereinander einen ähnlichen Verlauf. Die Jahresmaxima der beiden Parameter finden sich in den beiden Jahren im Monat Mai und fallen mit Ausnahme von *Kellicottia* (1970) zeitlich zusammen. Dank der früh einsetzenden Erwärmung liegen die Höchstwerte 1969 früher. Nach Abklingen der ersten Maxima ist im Sommer ein Wiederanstieg von *E* und *B* die Regel. 1970 können im weiteren Verlauf bis zum Jahresende Fluktuationen auf niedrigem Niveau festgestellt werden (1969 liegen zu wenig Daten zu einem Vergleich mit 1970 vor).

Im Winter 1970 fand sich oftmals in allen Tiefenstufen ein relativ hoher Prozentsatz an eiertragenden ♀♀ (Abb. 26, zum Beispiel *K. cochlearis* am 10. Februar, *Kellicottia* am 3. März). Da aber bei 4 °C und weniger die Eientwicklungszeit sehr lang ist, kam es nur zu einer geringen Vermehrung. Es waren überdies stets nur wenige Individuen vorhanden, so dass in dieser Jahreszeit ein relativ hoher statistischer Fehler zu erwarten ist (vgl. 2.4). Auch im Frühling werden bei niedrigen Temperaturen, aber bereits beachtlich hohen Tierzahlen, hohe Eiraten gefunden. Die Reproduktions-

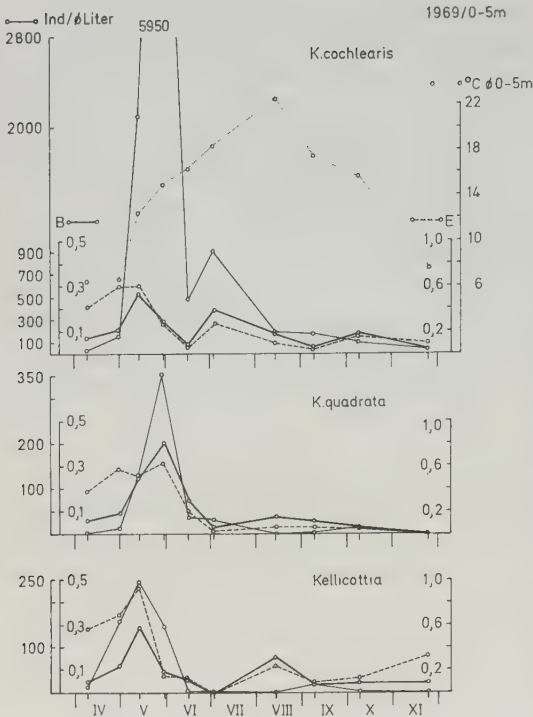


Abb. 25. 1969; Eiraten (E), Reproduktionsraten (B) und Individuenzahlen der drei Brachioniden im Durchschnittsliter der Tiefenstufe 0–5 m. Im Diagramm von *Keratella cochlearis* ist die Durchschnittstemperatur dieser Tiefenstufe eingetragen.

Fig. 25. 1969; egg ratios (E), reproduction rates (B) and number of individuals in the average liter at a depth of 0 to 5 m. In the diagram of *Keratella cochlearis* the average temperature at this depth is indicated.

raten sind aber im Vergleich mit den Höchstwerten noch klein. Erst wenn die Temperatur in den Optimumsbereich einer Art kommt, steigt B steil an, und es setzt exponentielles Wachstum der Population ein.

Zur Zeit des Anstiegs und Maximums von Ei- und Reproduktionsrate trägt bei allen drei Arten ein hoher Prozentsatz der ♀♀ zwei Subitaneier. Es wurden bei keiner Art im Lebendmaterial mehr als zwei Eier festgestellt. WIKTOR [72] hat bei *K. quadrata* maximal vier, bei *K. cochlearis* maximal drei Subitaneier gefunden.

Während der Sommerstagnation verlaufen die E- und B-Kurven analog, da die Temperatur nicht mehr vermehrungsbegrenzend wirkt. Mit der Abkühlung, bei einsetzender Herbstteilkirkulation, kann trotz hohen Eiraten (zum Beispiel bei *Kellicottia* im November und Dezember 1970; Abb. 26) nurmehr eine geringe Reproduktion erzielt werden, da die Eier zu ihrer Entwicklung wieder länger brauchen.

Die Beziehung zwischen Reproduktionsrate und Individuenzahl zeigt sich zu Beginn der Vegetationsperiode der drei Arten am klarsten. Im weiteren Jahresverlauf werden die Zusammenhänge verwischt, da die verschiedensten Umweltfaktoren die beiden Größen nicht in der gleichen Weise beeinflussen. Bei den drei Brachioniden resultieren aus den maximalen Vermehrungsraten unterschiedlich dichte Populationen. 1969 und 1970 erreichten die drei Arten folgende Reproduktionsratenhöchstwerte in Eiern/♀ je Tag: *Keratella cochlearis* 0,27 bzw. 0,44, *K. quadrata* 0,41 bzw. 0,53 und *Kellicottia longispina* 0,30 bzw. 0,33.

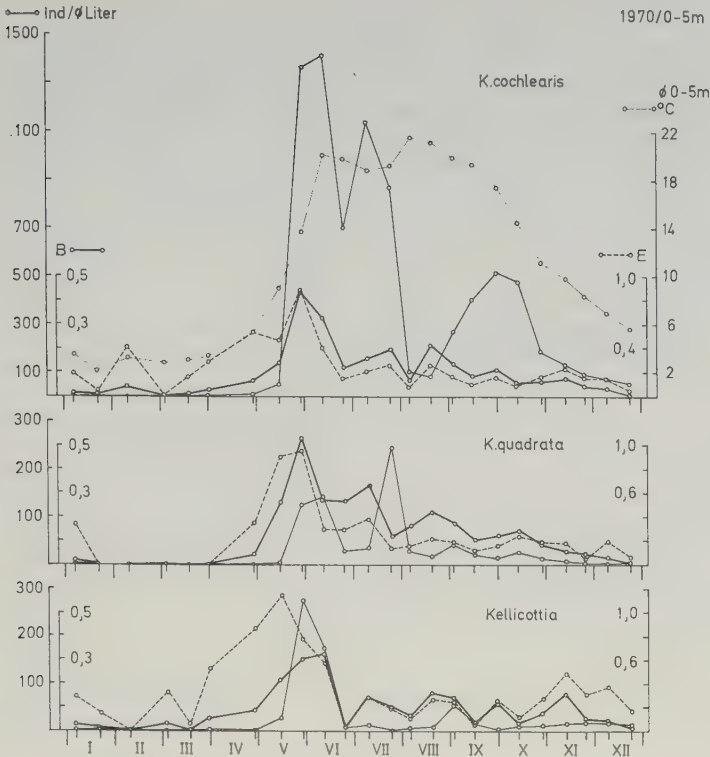


Abb. 26. 1970; Eiraten (E), Reproduktionsraten (B) und Individuenzahlen der drei Brachioniden im Durchschnittsliter der Tiefenstufe 0–5 m. Im Diagramm von *Keratella cochlearis* ist die Durchschnittstemperatur dieser Tiefenstufe eingetragen.

Fig. 26. 1970; egg ratios (E), reproduction rates (B) and number of individuals in the average liter at a depth of 0 to 5 m. In the diagram of *Keratella cochlearis* the average temperature at this depth is indicated.

Der erste Individuenhöchstwert von *K. cochlearis* ist 1970 rund 5mal, 1969 rund 20mal höher als derjenige von *K. quadrata* und *Kellicottia*. Auch während der Sommerstagnation 1970 vermag *K. cochlearis* noch einmal eine respektable Population aufzubauen, während ihre Verwandten nie mehr zu hohen Dichten kommen.

Das B-Raten-Maximum von *K. cochlearis* liegt im Frühjahr der beiden Untersuchungsjahre deutlich vor den grössten Individuendichten, bei *K. quadrata* unmittelbar davor, oder es fällt mit letzteren zusammen, während bei *Kellicottia* die beiden Grössen zusammenfallen oder die stärkste Vermehrung sogar erst nach der exponentiellen Wachstumsphase liegt.

Abb. 27 zeigt, dass die drei Arten in der Tiefenstufe 5–11 m im Frühling bis Vorkommer 1970 zwar hohe Eiraten realisieren, doch keine eine Eiablage rate von 0,2 Eiern/♀ je Tag erreicht (*K. cochlearis* 0,14, *K. quadrata* 0,17, *Kellicottia* 0,18). Ausserdem ist wegen der geringen Individuendichten wiederum mit grösseren statistischen Zählfehlern zu rechnen.

Hohe Eiraten bei wenig Individuen sind entweder bei optimaler Temperatur zu Beginn von Vegetationsperioden oder aber im Winter bei tiefen Temperaturen zu Zeiten relativ günstiger Ernährung möglich. Da die Eier von den ♀♀ bei den tiefen Temperaturen lange herumgetragen werden, können immer wieder Tiere mit Fortpflanzungsprodukten angetroffen werden.

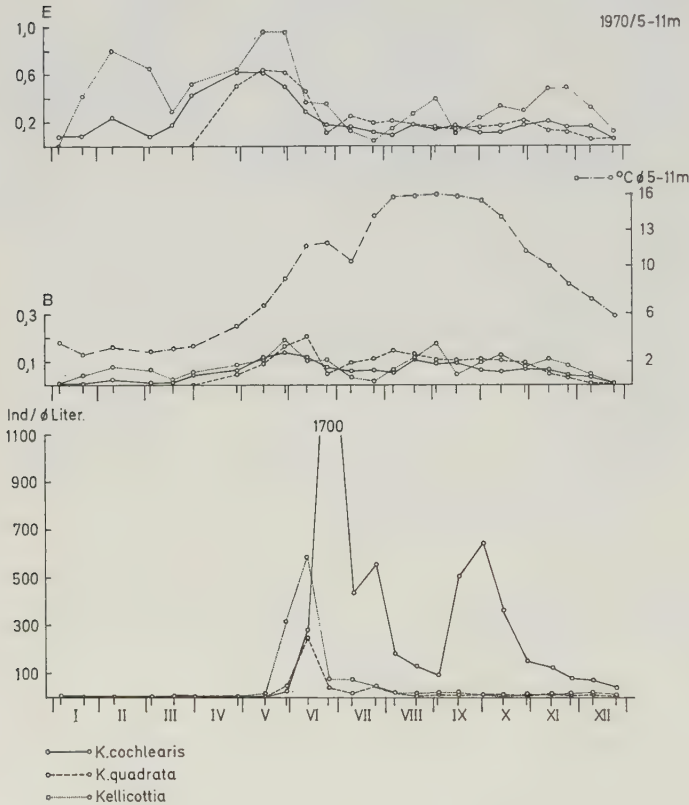


Abb. 27. 1970; Eiraten (E), Reproduktionsraten (B) und Individuenzahlen der drei Brachioniden im Durchschnittsliter der Tiefenstufe 5–11 m. Im Diagramm der Reproduktionsraten ist die Durchschnittstemperatur dieser Tiefenstufe eingetragen.

Fig. 27. 1970; egg ratios (E), reproduction rates (B) and number of individuals in the average liter at a depth of 5 to 11 m. In the diagram of reproduction rates the average temperature at this depth is indicated.

Der Temperaturoptimumsbereich der drei Arten wird in 5–11 m erst im Sommer erreicht. Während der Sommerstagnation bewegen sich die B-Werte in der gleichen Größenordnung wie in 0–5 m. Die Wohnschicht dehnt sich bei allen drei Formen in die Tiefe aus.

Beim grossen Populationsmaximum von *K. cochlearis* Ende Juni dürfte es sich vorwiegend um absinkende, alte Individuen aus der oberen Tiefenstufe handeln. Es

ist nicht denkbar, dass in 5–11 m mit einer dreimal geringeren Vermehrungsrate als in 0–5 m eine dichtere Population erzielt wird. Die zeitliche Verschiebung im Auftreten der Maxima in den beiden Tiefenstufen unterstützt diese Vermutung: Mit dem Zusammenbruch des ersten Individuenhöchstwertes Mitte Juni in der Tiefenstufe I setzt in II eine Zunahme der Tierdichte ein. Das *E*- bzw. *B*-Maximum kann wegen der aus der Tiefenstufe 0–5 m stammenden Tiere zu klein ausfallen, denn beide Parameter beziehen sich auf die Gesamtindividuenzahl (vgl. 5.12). Das zweite Maximum im Herbst ist allerdings grösstenteils in 5–11 m aufgebaut worden. Die positive Populationsentwicklung setzt in den beiden Tiefenstufen gleichzeitig ein. Bei *Kellicottia* dürften nur diejenigen Tiere von Mitte bis Ende Mai wirklich in 5–11 m geboren worden sein; bei denjenigen der ersten Hälfte Juni wird es sich vorwiegend um absinkende aus 0–5 m gehandelt haben. Die Individuen von *K. quadrata* in 5–11 m rekrutieren sich vermutlich fast ausschliesslich aus der höher gelegenen Tiefenstufe.

Während der Sommerstagnation wurden bei allen drei Brachioniden Tiere, darunter auch eiertragende, in der untersten Tiefenstufe von 59 bis 80 m oft gehäuft angetroffen (vgl. Abb. 6, 7 und 9). Im Vergleich mit den Oberflächenschichten waren es aber stets nur wenige. Es ist möglich, dass sich die Rotatorien dort noch vermehren. Sie müssten dann allerdings imstande sein, ausschliesslich von Detritus zu leben.

Tabelle 6. Erste Jahreshöchstwerte im Frühling–Vorsommer von 1969 bis 1971 in 10³ Individuen/dm².

Table 6. The first peak in the number of individuals of the year in spring until early summer 1969 to 1971 (10³ individuals/dm²).

	1969 0–29 m	1970 0–29 m	1971 0–27 m
<i>Keratella cochlearis</i>	705,6	398,9	39,3
<i>Keratella quadrata</i>	43,0	21,4	20,4
<i>Kellicottia longispina</i>	24,5	74,5	44,2

Frühling bis Vorsommer 1971: Im Vergleich mit den Jahren 1969 und 1970 (unter Berücksichtigung von 5 Tiefenstufen: 0–29 m) liegen die Gesamtpopulationen von *K. quadrata* und *Kellicottia* 1971 in der gleichen Grössenordnung. Bei *K. cochlearis* treten in diesem Jahr jedoch nicht jene ausgeprägten Höchstwerte auf, wie sie 1969 und 1970 zu beobachten waren (Tab. 6). Abb. 28 zeigt allerdings, dass sich ein zweites grösseres Maximum im Juli abzeichnet, das aber erfahrungsgemäss in der Folge nicht mehr viel höher ansteigen dürfte. Auf eine solche Entwicklung deutet vor allem der Rückgang von *E* vom 24. Juni an hin.

Die höchsten Eiraten der Gesamtpopulation liegen bei allen drei Arten im April, wobei in der zeitlichen Folge zuerst *Kellicottia*, dann *K. cochlearis* und schliesslich *K. quadrata* zu Maxima kommen. Mit Ausnahme von *Kellicottia* ist von anfangs Juni an ein Wiederanstieg von *E* und darauf eine erneute Dichtezunahme der Population festzustellen. Die gleiche Entwicklung kann auch 1970 und andeutungsweise 1969 festgestellt werden.

Der unruhige Temperaturverlauf von Mitte bis Ende April, der auf die starke Abkühlung und die stürmischen Winde vom 22. bis 28. dieses Monats zurückzuführen

ist (vgl. Abb. 4 und 3.1), wirkte sich auf die Reproduktionsraten der drei Arten entsprechend aus (Abb. 29). Wegen dieser Temperaturentwicklung nimmt die Vegetationsperiode der Rädertiere 1971 noch früher als 1969 ihren Anfang.

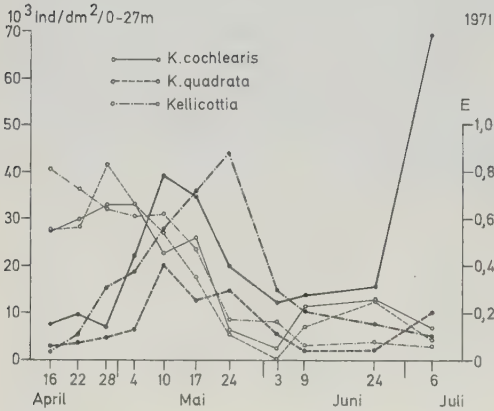


Abb. 28. 1971; Entnahmestelle «Floss»; Eiraten (*E*, schwache Linien) und Individuenzahlen (starke Linien) unter 1 dm² zwischen 0 m und 27 m der drei Brachioniden.
Fig. 28. 1971; sampling site 'float'; egg ratios (*E*, thin lines), and number of individuals of the three Brachionidae (thick lines) below 1 dm² between 0 m and 27 m.

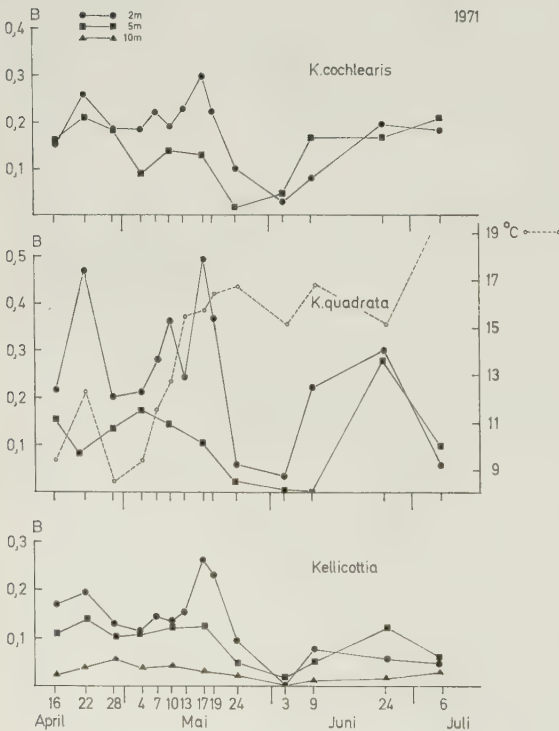


Abb. 29. 1971; Entnahmestelle «Floss»; Reproduktionsraten (*B*) der drei Brachioniden in 2 m und 5 m (nur bei *Kellicottia longispina* auch in 10 m). Im Diagramm von *Keratella quadrata* ist die Temperatur aus 2 m Tiefe eingetragen.
Fig. 29. 1971; sampling site 'float'; reproduction rates (*B*) of the three Brachionidae at a depth of 2 m and 5 m (in *Kellicottia longispina* at a depth of 10 m too). In the diagram of *Keratella quadrata* the temperature at a depth of 2 m is indicated.

5.22 Die einzelnen Arten

1971 zeigte sich, dass die Vermehrung in 20 m wegen der vorherrschenden tiefen Temperatur (höchster gemessener Wert am 6. August mit 5,5°C) bedeutungslos ist; zudem waren in dieser Tiefe nur wenige Individuen vorhanden. In 10 m erreichte nur *Kellicottia* B-Werte von über 0,05 Eiern/♀ je Tag (Abb. 29: 28. Mai). Bei den andern zwei Arten wurden deshalb nur zwei Tiefen berücksichtigt. Für die Eiraten und Individuenzahlen werden aber auch die Kurven aus 10 m Tiefe dargestellt (Abb. 30).

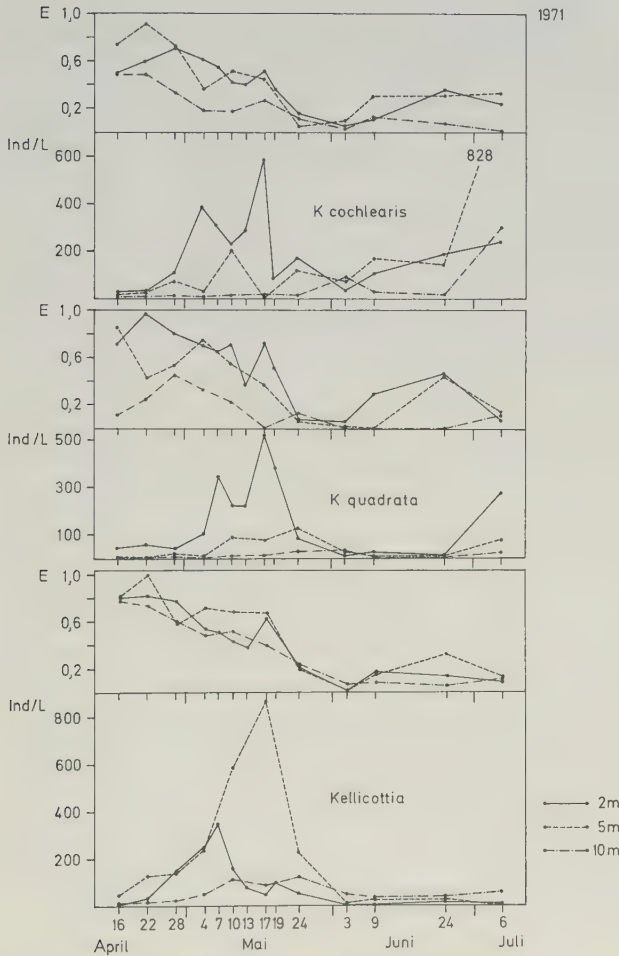


Abb. 30. 1971; Entnahmestelle «Floss»; Eiraten (E) und Individuenzahlen der drei Brachioniden pro Liter in 2 m, 5 m und 10 m Tiefe.

Fig. 30. 1971; sampling site 'float'; egg ratios (E) and number of individuals per liter of the three Brachionidae at depths of 2 m, 5 m and 10 m.

Keratella cochlearis

Werden Vermehrungsraten und Individuenzahlen der beiden Untersuchungs-jahre 1969 und 1970 in der Tiefenstufe 0–5 m einander gegenübergestellt, zeigt sich in den ersten zwei Wochen der exponentiellen Phase ein ähnliches Populations-wachstum (Abb. 25, 26). Im Vergleich mit 1970 baut *Keratella cochlearis* im ersten

Untersuchungsjahr bei einer geringeren Zunahme der Reproduktionsrate (B steigt um 0,16 Eier/♀ je Tag), aber ausgehend von einer breiteren Individuenbasis (durchschnittlich 165 Individuen/l), eine grössere Population auf (durchschnittlich 2100 Individuen/l). Da die Ausgangsbasis an Individuen im zweiten Untersuchungsjahr kleiner ist (durchschnittlich 50 Individuen/l), fällt die Dichte der Population trotz einer um das Dreifache gestiegenen Eiablage rate (Zunahme um 0,3 Eier/♀ je Tag) nach zwei Wochen kleiner aus als 1969 (durchschnittlich 1370 Individuen/l). Der Reproduktionsraten-Höchstwert wurde 1969 nicht genau getroffen; auf Grund der Eiraten- und Temperaturkurve liegt er zwischen anfangs und Mitte Mai und müsste höher als gemessen ausfallen; zu diesem Zeitpunkt wäre dann allerdings auch die Individuendichte geringer gewesen. Das B -Maximum dürfte aber 1969 kaum so hoch gelegen haben wie 1970. Der Wert von 0,44 Eiern/♀ je Tag in letzterem Jahr ist sehr hoch. EDMONDSON [6] hat im umfangreichen Untersuchungsmaterial des «English Lake District» nur zweimal Reproduktionsraten über 0,50 Eier/♀ je Tag gefunden, alle andern Werte lagen unter 0,40 Eiern/♀ je Tag. Die Vermehrungsrate nimmt nach erreichtem Maximum in beiden Jahren zwar ab, die Zunahme der Individuenzahl verläuft 1969 aber weiterhin exponentiell, während 1970 ein geringerer Anstieg zu verzeichnen ist; der wirkliche Höchstwert liegt hier zwischen Ende Mai und anfangs Juni (vgl. dazu auch 5.3). Während der Sommerstagnation 1970 nimmt die Individuenzahl nach geringer Steigerung der Reproduktion wieder zu. Trotz kleinem B -Wert wird über längere Zeit eine verhältnismässig dichte Population aufrecht erhalten.

1971 muss der Verlauf der Reproduktionsraten- und Individuenkurve (Abb. 29, 30) im Zusammenhang mit der Temperaturentwicklung gesehen werden (vgl. Abb. 4). Nach einem starken Temperaturanstieg in den unmittelbaren Oberflächenschichten ist B am 22. April auf 0,26 Eier/♀ je Tag angestiegen. Der nachfolgende Temperaturrückfall um fast 4 °C wirkt sich trotz weiter steigender Eirate negativ auf B aus. Erst anfangs Mai steigt die Eiablage rate dank der erneuten Wassererwärmung wieder an. Der Temperaturoptimumsbereich ist mit 11,5 °C am 7. Mai bereits erreicht. Dies wird im folgenden durch den analogen Kurvenverlauf von E und B bestätigt. Die Reproduktionsrate erreicht am 17. Mai mit 0,27 Eiern/♀ je Tag ein zweites Maximum. Ende Mai wird dann ein Tiefpunkt erreicht, der auch 1969 und 1970 (Mitte Juni bzw. Ende Juni) zu beobachten ist. Anschliessend erfolgt wie in den beiden vorhergehenden Jahren ein erneuter Anstieg.

Die Population von *K. cochlearis* reagiert wegen des Temperaturrückfalls erst etwa 6 Tage später mit einer Dichtezunahme auf die intensivierte Vermehrung vom 16. auf den 22. April. Da B auf einem relativ hohen Niveau stehenbleibt, nimmt die Individuenzahl in der Folge weiterhin zu. Am 17. Mai kommt die Art mit 585 Tieren/l zum ersten Individuenhöchstwert. Die eindruckliche Dichteabnahme innert zwei Tagen und der sofortige Wiederanstieg der Individuenzahl deuten darauf hin, dass ein Populationszusammenbruch kein kontinuierlicher Vorgang ist.

Aus Abb. 30 geht hervor, dass sich der Populationsschwerpunkt mit stärkerer Einstrahlung in die Tiefe verlagert. In der letzten Probeserie am 6. Juli befanden sich in 10 m Seetiefe sogar mehr Tiere als in 2 m. Der Populationsschwerpunkt lag an diesem Datum in 5 m (828 Individuen/l, zweiter Individuenhöchstwert). Die Reproduktion in 5 m ist gegen Ende der Untersuchungsperiode gleich hoch wie in

2 m (Abb. 29). Zu Beginn der Vegetationsperiode der Art sind in 5 m höhere Eiraten als in 2 m zu verzeichnen (höchste Eirate in den drei Jahren mit 0,91 Eiern/♀ am 22. April). Die Reproduktion ist aber wegen der tiefen Temperatur noch gering. Am 28. April spiegelt sich in den gleich hohen *E*- bzw. *B*-Raten in 2 m und 5 m die Homothermie in den Oberflächenschichten wider (vgl. Abb. 4). In 10 m finden sich praktisch keine eiertragenden ♀♀. Reproduktion und Individuenzahl fallen, abgesehen vom Anstieg am 24. Juni, in dieser Tiefe nicht ins Gewicht.

Keratella quadrata

Die Art hat im Vergleich mit *K. cochlearis* in den Oberflächenschichten allgemein höhere Eiraten (Abb. 25, 26 und 30). Zudem entwickeln sich ihre Eier rascher (Abb. 24), und sie kommt auf höhere Reproduktionsraten als ihre nahe Verwandte (Maxima in Eiern/♀ je Tag 1969: 0,41, 1970: 0,53, 1971: 0,49). Hingegen vermag sie trotz hohen Vermehrungsraten vergleichsweise nur bescheidene Populationen in der Grössenordnung von 300 bis 500 Tieren/l aufzubauen. Die zwei Jahresindividuen-Höchstwerte liegen 1970 und 1971 im Frühling und Sommer. Ein Herbstmaximum ist 1970 nicht festzustellen, obwohl die Reproduktionsrate auf relativ hohem Niveau fluktuiert (1969 liegen zu wenige Fangdaten zu einem Vergleich vor).

1971 werden in 2 m Tiefe grosse Unterschiede im Kurvenverlauf der Reproduktionsraten registriert (Abb. 29). Minima- und Maximawerte liegen zur gleichen Zeit wie bei *K. cochlearis*, das exponentielle Wachstum der Population setzt aber deutlich später ein (Abb. 30). In der Individuenkurve ist der gleiche Einschnitt wie bei ihrer nahen Verwandten zu verzeichnen. Zur Zeit der Homothermie-Verhältnisse im See (Abb. 4) finden sich in 5 m fast gleich hohe *B*-Werte wie in 2 m. Der Individuenschwerpunkt liegt jedoch eindeutig oberhalb 5 m, dies auch noch beim Anstieg zum zweiten Maximum Ende Juni bis anfangs Juli. Die vorübergehend höhere Dichte in 5 m, Ende Mai, ist auf absinkende Tiere aus höher gelegenen Wasserschichten zurückzuführen. Vermehrung und Individuendichten in 10 m sind unbedeutend.

Kellicottia longispina

Von den drei Brachioniden zeigt *Kellicottia* im Frühling die höchsten Eiraten. Mitte Mai 1970 wurde in 2 m der absolute Höchstwert der drei Jahre gefunden. Zu diesem Zeitpunkt trugen viele Individuen zwei Subitaneier, und auf ein ♀ entfielen durchschnittlich 1,14 Eier. Auch in 5–11 m wurden hohe Eiraten gemessen, die Vermehrung bleibt aber in diesen Tiefen gering. Da die Eier dieser Art zu ihrer Entwicklung am längsten brauchen (Abb. 24), fallen die Werte der Reproduktionsraten relativ niedrig aus (Maxima in Eiern/♀ je Tag 1969: 0,30, 1970: 0,33 und 1971: 0,27).

Die exponentiellen Wachstumsphasen bei *Kellicottia* setzen regelmässig früher ein als bei den andern zwei Arten. Die maximalen Populationsdichten liegen in derselben Grössenordnung wie bei *K. quadrata*. In der Regel ist nur ein Frühlingshöchstwert zu verzeichnen. Während der Sommerstagnation finden sich stets relativ wenig Tiere. *B* schwankt 1970 zwischen 0,05 und 0,15 Eiern/♀ je Tag. In diesem Jahr kann noch ein kleines Herbstmaximum registriert werden (156 Tiere/l am 2. September), der Zusammenhang zwischen Vermehrung und Individuenzahl ist allerdings verwischt.

Bei der Betrachtung der Individuen-Literzahlen in Abb. 30 fällt sofort auf, dass

der Populationsschwerpunkt der Art 1971 unterhalb 2 m liegt. Mit zwei Ausnahmen befinden sich die grösseren Tierdichten während der positiven Populationsentwicklung in 5 m. Am 17. Mai wird dort ein ausgeprägtes Maximum von 866 Tieren/l realisiert. Im Juni und Juli finden sich die meisten Individuen in 10 m; auch schon vom 13. Mai an sind in dieser Tiefe mehr Tiere anzutreffen als in 2 m. Der Populationsschwerpunkt verschiebt sich demnach sukzessive in die Tiefe. Während der Untersuchungszeit hat es in 5 m fast durchwegs auch mehr eiertragende ♀♀ als in 2 m. Eine Ausnahme macht wiederum die Population der Probe vom 28. April, bei der die Eirate in 2 m rund 20% höher ist als diejenige in 5 m. Werden aber die Reproduktionsraten betrachtet, kann festgestellt werden, dass in 2 m während der positiven Populationsentwicklung, dank den höheren Temperaturen, bei kleinerer Eirate stets mehr Eier/♀ je Tag abgelegt werden als in 5 m. Trotz der stärkeren Vermehrung in 2 m liegen die hohen Individuendichten aber in 5 m. Auf diesen Widerspruch soll noch eingegangen werden (5.3).

5.23 Räuber-Beute-Beziehung zwischen *Asplanchna priodonta* und den beiden Keratellen *K. cochlearis* und *K. quadrata*

Sowohl bei *K. cochlearis* als auch bei *K. quadrata* kann nach einer ersten steilen positiven Wachstumsphase im Frühling-Vorsommer 1971 ein plötzlicher Populationsstopp und Rückgang der Individuendichte festgestellt werden. Erst später erfolgt wieder exponentielles Wachstum (Abb. 30). Da sowohl die Temperatur von Anfang bis Ende Mai steil ansteigt und auch gemäss den Nahrungsuntersuchungen (7) reichlich geeignetes Futter vorhanden ist, muss der Räuber *Asplanchna priodonta* für den Einschnitt in den Individuenkurven verantwortlich sein.

Ein negativer Einfluss von Temperatur und Nahrung würde sich, bevor die Population reagiert, in einem deutlichen Abfall der Reproduktionsrate bemerkbar machen. Tatsächlich steigt aber *B* bei den beiden Arten zuerst an und befindet sich schliesslich auf einem zu hohen Niveau, als dass der Individuenrückgang erklärbar wäre. Der Räuber, der während der kritischen Zeit massenhaft in den Oberflächenschichten auftritt, vermag die Populationen von *K. cochlearis* und *K. quadrata* vorübergehend zahlenmässig zu dezimieren. Im Magen von *A. priodonta* konnten beide Arten gefunden werden (vgl. 4.2, S. 225).

In Abb. 31 sind die Individuenzahlen pro Liter aus 2 m von Räuber und Beute dargestellt. Die Population von *K. cochlearis* wird früher als diejenige von *K. quadrata* beeinflusst. Es ist auch sicher, dass wesentlich mehr Individuen der ersten Art gefressen werden. Ohne Räubereinfluss hätte *K. cochlearis* erfahrungsgemäss eine wesentlich dichtere Population aufgebaut als *K. quadrata* (vgl. zum Beispiel Abb. 26). Im Magen des Räubers wird *K. cochlearis* auch viel häufiger angetroffen. Der Einfluss von *Asplanchna* wirkt sich besonders vom 4. bis zum 13. Mai auf die Beutepopulationen aus. Die grössten Dichten erreicht der Räuber zwischen dem 7. und 13. Mai mit 650–750 Individuen/l.

Ein eindeutiger Einfluss auf die Ei- und Reproduktionsrate ist bei *K. cochlearis* nicht festzustellen. Wenn Tiere aller Altersstufen gleichmässig gefressen werden, ist dies auch nicht zu erwarten, da zwischen Vermehrung und Individuendichte nicht ein unmittelbarer kausaler Zusammenhang besteht. Der Räubereinfluss wirkt sich nur auf die Individuendichte aus. Bei *K. quadrata* müsste die Bevorzugung von

Jungtieren durch den Räuber zu einer Verschiebung des Eier-♀♀-Verhältnisses kommen, und zwar zugunsten der eiertragenden ♀♀. *E* steigt vom 7. auf den 10. Mai leicht an. Während dieser Zeit scheint der Räubereinfluss auch am stärksten auf die Population von *K. quadrata* einzuwirken.

Die Räuber-Beute-Beziehung soll noch diskutiert werden (5.3).

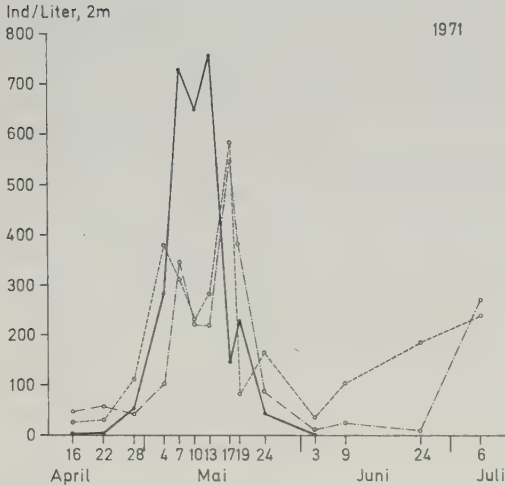


Abb. 31. Räuber-Beute-Beziehung im Frühling 1971 zwischen *Asplanchna priodonta* ———; und den Brachioniden *Keratella cochlearis* — — — und *K. quadrata* — . — . —; dargestellt sind die Individuendichten pro Liter in 2 m. Fig. 31. Predator-prey-relations between *Asplanchna priodonta* ——— and the Brachionidae *Keratella cochlearis* — — — and *Keratella quadrata* — . — . — in spring 1971 (the individuals per liter at a depth of 2 m are described).

5.3 Diskussion

Die Resultate der Untersuchungsjahre 1969 (Frühling bis Vorsommer) und 1970 zeigen, dass eine vierzehntägige Fangfolge für populationsdynamische Untersuchungen zu grob ist. Die Periode Frühling bis Vorsommer 1971 mit enger Probenahme deckt die komplexen Beziehungen zwischen Vermehrung und Individuenzahl und den Umweltfaktoren, welche auf die beiden Grössen einwirken, besser auf. Leider sind aber die Umweltverhältnisse in dieser Zeitspanne keineswegs klar. Vor allem der unruhige Temperaturverlauf im Frühling, wie auch der Umstand, dass sich die Umweltfaktoren teilweise überlagern, erschweren eine eindeutige Interpretation der Resultate. Diese Ergebnisse können somit diejenigen der Untersuchungsperiode 1969/70 nur teilweise bestätigen. Das Jahr 1970, mit einer kontinuierlichen Temperaturentwicklung, wäre für detailliertere Untersuchungen geeigneter gewesen.

Im weiteren soll auf die folgenden Probleme eingegangen werden: Den Einfluss der *Temperatur* und der *Nahrung* auf die Vermehrung der drei Arten, Hinweise auf deren unterschiedliche *Lebensdaten*, die Beziehung zwischen *Vermehrung* und *Populationsdichte*, den Widerspruch, dass bei den beiden Keratellen zur Zeit des zweiten Jahreshöchstwertes, bei fast gleich hohen Individuendichten wie im Frühling, geringere Reproduktionsraten vorliegen (die *Reproduktionsraten* beim zweiten *Jahresmaximum*), und den Rückgang der Vermehrung bei weiter zunehmender Individuendichte zur Zeit der Frühling-Vorsommer-Maxima (*Dichteabhängigkeit* der *Vermeh-*

zung). Ausserdem werden spezielle Fragen, die sich bei den einzelnen Arten stellen, behandelt: Der Räubereinfluss von *Asplanchna priodonta* auf die Keratellen, das zweigipflige Maximum von *K. cochlearis* und der Einfluss des Lichtfaktors auf die Population von *Kellicottia longispina*.

Temperatur (vgl. auch 5.11). Ein Vergleich der Reproduktionsratenkurven mit dem Temperaturverlauf im Frühling macht in allen drei Jahren deutlich, dass die drei untersuchten Arten etwas verschiedene Temperaturansprüche stellen.

Kellicottia reagiert stets als erste mit einer Intensivierung der Vermehrung. Dies ist, im Vergleich mit den zwei andern Arten, 1969 und 1970 aus der Höhe der Basis der Reproduktionsrate vor dem ersten starken Anstieg und aus der Höhe der Eirate im Vergleich mit den andern Arten ersichtlich (Abb. 25: 30. April, Abb. 26: 28. April). 1971 zeigt sich diese Tatsache nicht nur am hohen Niveau von *B* zu Beginn der Untersuchungsperiode, sondern auch an der starken Vermehrung in 5 m, verglichen mit den möglichen Höchstwerten in 2 m. Sie ist ausserdem die einzige Art, die in 10 m bei tiefer Temperatur noch eine verhältnismässig hohe Vermehrungsrate zeigt. Sie tritt von den Brachioniden im Frühling auch als erste in die exponentielle Wachstumsphase (Abb. 25 und 30). 1970 werden die zwischen den Arten bestehenden Unterschiede, wegen des raschen kontinuierlichen Temperaturanstiegs und der zu weit auseinander liegenden Probenahmen, nicht sichtbar. Die Art kann im Sempachersee als eurytherm eingestuft werden; dies beweist unter anderem das kleine Herbstmaximum 1970, welches in 0–5 m Tiefe bei einer Durchschnittstemperatur von rund 20°C liegt.

Zwischen *K. cochlearis* und *K. quadrata* sind die Unterschiede in den Temperaturansprüchen geringer als zwischen *Kellicottia* und ihren beiden Verwandten. *K. quadrata* ist von allen drei Arten die wärmeliebendste. Diese Tatsache ist im Frühling 1971 aus dem Verlauf der Individuendichte-Kurve ersichtlich (Abb. 28 und 30). Die Art kommt als letzte zu logarithmischem Wachstum und zeigt im Frühling bis Vor sommer in 5 m, verglichen mit den Maxima in 2 m, die geringste Populationsdichte. Mitte April ist auch der Wert von *B* in dieser Seetiefe im Vergleich mit dem möglichen Höchstwert niedrig.

Das exponentielle Wachstum setzt bei *Kellicottia* unterhalb 7°C, bei *K. cochlearis* zwischen 7,5°C und 8,5°C und bei *K. quadrata* zwischen 8°C und 9°C ein. Die Werte stimmen bei den ersten zwei Arten mit der unteren Begrenzung der von NAUWERCK [37] angegebenen Bereiche der stärksten Vermehrung überein. Bei *K. quadrata* fand der Autor den Optimumsbereich aber zwischen 13°C und 20°C.

Die Angabe der oberen Begrenzung solcher Optimumsbereiche ist ganz allgemein bei Freilanduntersuchungen kaum möglich, da im Sommer ausser der Temperatur eine Reihe anderer Faktoren vermehrungsbegrenzend wirken; es ist hier vor allem an die Nahrung zu denken.

HALBACH [25] weist in diesem Zusammenhang darauf hin, dass sich weder das Optimum noch die Toleranzgrenze für eine Rädertierart generell festlegen lassen. Beim Vergleich der Temperaturansprüche wird am Beispiel von *K. quadrata* klar, dass innerhalb einer Art verschiedene Ökotypen auftreten können. Da im Frühling die Nahrungssituation optimal ist, wird fast ausschliesslich die Temperatur der vermehrungsbegrenzende Faktor sein. Die Ansprüche der drei Arten an diesen Faktor bestimmen den Moment ihrer Entfaltung. Es darf ausgeschlossen werden, dass

interspezifische Konkurrenz zu Beginn des positiven Populationswachstums die Reihenfolge des Aufkommens der Arten festlegt.

Die Vermehrung der drei Brachioniden spielt sich im Frühling bis Vorsommer zur Zeit der grossen Maxima temperaturbedingt praktisch ausschliesslich in 0–5 m ab, die Wohnschicht dehnt sich aber dank den besseren Temperaturverhältnissen im Sommer in die Tiefenstufe 5–11 m aus (Abb. 27 und 30). Die Vermehrung wird aber während der Stagnationsperiode durch andere ökologische Faktoren als die Temperatur bestimmt.

Nahrung (vgl. 5.11). Eine hohe Eirate ist Ausdruck einer guten Nahrungssituation. Die Tatsache, dass nur im Frühling vor dem ersten Maximum bei allen drei Arten Tiere mit zwei Eiern beobachtet werden, setzt, gegenüber der übrigen Zeit des Jahres, ein verkürztes Eiablageintervall voraus. Da dieses vorwiegend nahrungsabhängig ist, deuten die Zeiten, in denen Individuen mit mehr als einem Ei auftreten, auf sehr gute Nahrungsbedingungen hin. Während der Sommerstagnation ist bei allen drei Arten nur ein Ei die Regel. Das Futterangebot ist schlechter. Dies ist unter anderem mit ein Grund, dass *Kellicottia* und *K. quadrata* im Herbst 1970 trotz relativ hohen Reproduktionsraten nie mehr zu grossen Tierdichten kommen (Abb. 26). Auch abiotische Faktoren können während der Sommerstagnation ihren Einfluss geltend machen. Auf die Nahrungsbeziehungen der drei Arten zu Nannoplanktonalgen wird in Kapitel 7 eingegangen.

Aus den vorangegangenen Ausführungen wird ersichtlich, dass auf Grund der komplexen Zusammenhänge zwischen Umwelt und Organismus nur schwer Beziehungen und Gesetzmässigkeiten eindeutig herausgelesen werden können. Eine Reihe von Experimenten müssten die Freilanduntersuchungen ergänzen.

Lebensdaten (vgl. 5.11). Die unterschiedlichen Individuenhöchstwerte bei den drei Arten sowie die Lage deren Maxima der Reproduktionsrate und Individuenzahl zueinander können keinesfalls mit einer unterschiedlichen Geschwindigkeit der Eientwicklung begründet werden. Es wäre sonst zu erwarten, dass *K. quadrata* mit der kürzesten Eientwicklungszeit und damit auch den höchsten *B*-Werten, die dichteste Population aufbauen kann, was aber nicht der Fall ist. Vielmehr muss angenommen werden, dass Unterschiede in anderen Lebensdaten bestehen. So können sich *K. quadrata* und *Kellicottia* von *K. cochlearis*, die allgemein auf viel dichtere Populationen kommt, in einer geringeren Zahl von Nachkommen, einer kürzeren Lebensdauer oder in einer längeren Juvenilphase unterscheiden. Das Eiablageintervall hingegen ist bei diesen Arten sicher nicht kürzer als bei *K. cochlearis*, denn sie tragen im Frühling zu einem gleich hohen oder sogar höheren Prozentsatz (*Kellicottia*) zwei Subitaneier, und ihre Eiraten sind allgemein höher. Es ist nicht auszuschliessen, dass zwischen den drei nah verwandten Arten interspezifische Konkurrenz eine Rolle spielt. Die dominierende *K. cochlearis* könnte bei einer gewissen Dichte auf die Individuenzahl der zwei andern Arten einen negativen Einfluss ausüben. *Kellicottia* baut zum Beispiel 1971 bei geringer Individuenzahl von *K. cochlearis* eine rund dreimal dichtere Population auf als 1969 und 1970.

Vermehrung und Populationsdichte (vgl. 5.11). Der Zusammenhang zwischen Vermehrung und Populationsdichte ist nur im Frühling klar ersichtlich. Die Intensität der Reproduktion scheint in dieser Zeit vorwiegend durch den Temperaturverlauf bestimmt zu werden. Beim kontinuierlichen Temperaturanstieg 1970 können die

drei Arten wesentlich höhere Eiraten realisieren als 1969 und 1971 bei Temperaturrückschlägen (Abb. 25, 26 und 30).

Die Reproduktionsrate von *K. cochlearis* zum Beispiel steigt 1970 in den ersten zwei Wochen des logarithmischen Wachstums um 0,30 Eier/♀ je Tag. Die aus dieser Vermehrung resultierenden Individuendichte ist bezogen auf die Ausgangsbasis nach diesen zwei Wochen 27mal grösser. 1969 nimmt *B* in der gleichen Zeitspanne bloss um 0,16 Eier/♀ je Tag zu, und die Individuenzahl steigt um das 13fache an.

Die Ursachen für das Ausmass des Dichteanstiegs einer Population während der exponentiellen Wachstumsphase können nicht eindeutig genannt werden. Es wäre denkbar, dass es für jede Art einen optimalen Temperaturanstieg pro Zeiteinheit gibt. 1970 ist bei *K. cochlearis* an eine günstige Konstellation mehrerer gleichzeitig vermehrungsfördernder Umweltfaktoren zu denken. Ihr Einfluss drückt sich in der gegenüber den andern zwei Jahren sehr hohen Reproduktionsrate von 0,44 Eiern/♀ je Tag aus. Der Grund für die anschliessende Verdreifachung der Population von *K. cochlearis* muss 1969 in einer sehr guten Nahrungssituation liegen, während 1970 trotz hoher, potentieller Reproduktionsrate entweder die Futterverhältnisse ungünstiger sind oder andere Umweltfaktoren, die nicht offensichtlich werden, das weitere Ansteigen der Individuendichte verhindern.

Die Reproduktionsrate beim zweiten Jahresmaximum. Nach dem alljährlich zu beobachtenden Zusammenbruch der Algenpopulationen im Vorsommer verbessert sich die Ernährungslage gegen den Sommer hin wieder. *B* von *K. cochlearis* und *K. quadrata* steigt wieder an, und sofort nimmt auch die Populationsdichte wieder zu. Die Reproduktionsraten der beiden Arten erreichen aber nicht mehr Werte wie zur Zeit der Frühlingsmaxima. Trotzdem kommen die beiden Brachioniden 1970, im Vergleich zum Frühling, auf ähnlich hohe bzw. höhere Individuenzahlen. Auch NAUWERCK [37] stellt bei *K. cochlearis* im Herbst bei niedriger absoluter Eizahl ein gleich hohes Individuenmaximum wie im Frühling fest. Er äussert die Vermutung, dass dank der rascheren Eientwicklungszeit im warmen Wasser des Epilimnions der Nachschub an Eiern nicht mehr so deutlich hervortritt wie im Frühjahr. Die verschiedenen hohen Reproduktionsraten müssen mit den unterschiedlichen Temperaturverhältnissen im Frühling und Sommer im Zusammenhang stehen. Die Temperatur wirkt ja nicht nur auf die Eientwicklungsdauer, sondern beeinflusst das ganze Lebensschema der Rädertiere.

Dichteabhängigkeit der Vermehrung. Bei den beiden Keratellen liegen die Reproduktionsraten-Maxima vor den Individuenhöchstwerten. Bei einer weiteren Zunahme der Populationsdichte ist die Kurve der Reproduktionsrate bereits wieder rückläufig. Übereinstimmend stellt WIKTOR [72] bei *K. cochlearis* und *K. quadrata* im Frühling bei steigenden Tierkonzentrationen stets einen Rückgang des Anteils an eiertragenden ♀♀ fest. Diese Tatsache kann verschiedene Ursachen haben: Da sich die Berechnung von *E* und *B* auf die Gesamtpopulation bezieht, kann sich eine Verschiebung der Altersstruktur auf die beiden Parameter auswirken (vgl. 5.12). Andererseits ist auch mit dem Einfluss von endogenen Faktoren zu rechnen, welche bei einer gewissen Tierdichte die Reproduktion negativ beeinflussen, obwohl die Nahrungssituation eine weiterhin gute Vermehrung garantieren würde. Eine solche Entwicklung muss früher oder später zu einem Populationszusammenbruch führen. Nach SCHWERTFEGER ([62], S. 148) läge hier der Fall vor, in dem mit zunehmender

Dichte ein abträglicher Masseneffekt auftritt. Eine konkurrenzbedingte Futterverknappung und gegenseitige Beeinträchtigung wirkt sich auf die Eierproduktion aus. An eine solche Situation ist 1969 zu Ende der ersten Vegetationsperiode bei *K. cochlearis* zu denken. Zur Zeit des Maximums waren immerhin 6 Tiere pro ml Seewasser vorhanden.

Räubereinfluss von Asplanchna priodonta (vgl. 5.23 und Abb. 31). Handelt es sich im vorliegenden Fall wirklich um einen Räubereinfluss, so muss *Asplanchna* die Beutetiere wirksam beeinflussen können. Folgende Anzahl Räuber ist auf ein Beutetier vorhanden:

am 7. Mai auf 1 *K. cochlearis* 2,3, auf 1 *K. quadrata* 2,1 Asplanchnen;
am 10. Mai auf 1 *K. cochlearis* 2,8, auf 1 *K. quadrata* 2,9 Asplanchnen;
am 13. Mai auf 1 *K. cochlearis* 2,7, auf 1 *K. quadrata* 3,4 Asplanchnen.

In 10 ml Seewasser finden sich

am 7. Mai 7,3 Asplanchnen, 3,2 *K. cochlearis* und 3,5 *K. quadrata*;
am 10. Mai 6,5 Asplanchnen, 2,3 *K. cochlearis* und 2,2 *K. quadrata*;
am 13. Mai 7,6 Asplanchnen, 2,8 *K. cochlearis* und 2,2 *K. quadrata*.

Die Dichte von Räuber und Beute ist somit genügend hoch, dass entsprechend viele Begegnungen zustande kommen. Die Dichte des Räubers ist aber zu niedrig, um die Beutepopulationen zu vernichten. HALBACH [24] hat in Experimenten gezeigt, dass *Asplanchna sieboldi* eine Population von *Brachionus rubens* auszulöschen vermag. Allerdings liegen seine Tierdichten wesentlich höher. Der Autor hat aber auch im Freiland in künstlich besiedelten Becken wie in unbeeinflussten Teichen Räuber-Beute-Beziehungen festgestellt. Die von ihm untersuchten Arten sind in der gleichen Grössenordnung wie die vorliegenden Rädertiere. Es darf weiter angenommen werden, dass *Asplanchna sieboldi* praktisch zu 100% ausgewachsene, dornenlose *Brachionus calyciflorus* erbeuten kann, wenn sie mit ihnen in Berührung kommt. Das Grössenverhältnis von *A. sieboldi* und *B. calyciflorus* ist demjenigen von *A. priodonta* und der Keratellen ziemlich gleich. HILLBRICHT-ILKOWSKA und POURRIOT [28] stellten bei künstlich abgefischten Populationen von *B. calyciflorus*, die stets bei optimaler Futterkonzentration gehalten wurden, mit steigender «Räuberrate» einen Rückgang der Individuenzahl und einen Anstieg der Eirate fest. Auch in diesen Experimenten liegen die Tierdichten wesentlich höher, als sie im Freiland angetroffen werden. Tatsächlich sind bei den im See beobachteten Beutepopulationen die Reproduktionsraten während des Räubereinflusses nicht gesunken.

Zweigipfliges Frühling-Vorsommer-Maximum von K. cochlearis. In allen drei Jahren zeigt das Rädertier im Frühling einen ersten, im Vorsommer einen zweiten Peak in der Individuenkurve (Abb. 25, 26, 30). Das zweigipflige Frühling-Vorsommer-Maximum scheint für diese Art typisch zu sein. 1971 ist, im Gegensatz zu den Vorjahren, der erste Höchstwert kleiner als der zweite, was einmal auf den Einfluss von *Asplanchna priodonta*, zum zweiten auf den Temperaturrückfall Ende April zurückzuführen ist. Die Gründe für den jeweilig steilen Dichteabfall nach dem ersten Höchstwert, dies gilt auch für die zwei andern Brachioniden, ist vorwiegend auf die rapide Verschlechterung der Nahrungssituation zurückzuführen. Der See ist nach diesem allgemeinen Zusammenbruch von Algen- und Rotatorienpopulationen im eigentlichen Sinne «leer» (vgl. Abb. 33). Auf eine Verbesserung der Nahrungssituation reagiert *K. cochlearis* mit einer erneuten Zunahme der Individuenzahl.

Einfluss des Lichtfaktors auf Kellicottia longispina. Auf Grund der vorliegenden Untersuchungen ist es offensichtlich, dass sich *Kellicottia* gegen den Sommer hin in tiefere Wasserschichten zurückzieht (Abb. 9, 30). Für das Absinken scheint im Sempachersee eher das Licht als die Temperatur verantwortlich zu sein. Die Art weist 1971, mit Ausnahmen am 28. April und 4. Mai, in 5 m grössere Tierdichten auf als in 2 m. An den beiden obengenannten Daten war es während der Probenahme bedeckt ($10/10$), und es fanden sich in beiden Tiefen gleich viele Tiere vor (am 28. April bewirkten wohl auch Zirkulationsströme eine homogene Verteilung bis in 5 m Tiefe). Auch beim Fang von anfangs September 1970 (zweites kleines Jahresmaximum), als in der Tiefenstufe 0–5 m eine grössere Tierdichte registriert wurde, war es durch Hochnebel bedeckt.

PEJLER [45] fand *Kellicottia*, im Gegensatz zu den vorliegenden Befunden, von allen untersuchten Rotatorienarten am nächsten unter der Oberfläche. Er äussert die Vermutung, dass sie am wenigsten auf hohe Lichtintensitäten anspricht. Auch NAUWERCK [37] stellte im See Erken im Frühling die höchsten Literkonzentrationen im obersten Meter fest, erwähnt aber Anhäufungen in grösseren Tiefen. Andererseits wird die Temperatur für die spezifische vertikale Schichtung der Art verantwortlich gemacht. Nach RUTTNER [54, 55] lagen die grössten Anhäufungen von *Kellicottia* in den Lunzer Seen im Mittel bei 8°C, in elf Seen der Ostalpen um 9,6°C. Das kleine Herbstmaximum 1970 wurde aber bei einer Durchschnittstemperatur von 19,8°C gemessen. Übereinstimmend fand CARLIN [1] im Motalaström das Vorsommermaximum der Art bei etwa 15°C, dasjenige im Spätsommer zur Zeit der höchsten Temperaturen um 20°C. *Kellicottia* bildet demnach verschiedene Ökotypen.

Für den Widerspruch, dass die Art im April und Mai 1971 in 2 m die höheren Reproduktionsraten, in 5 m hingegen die dichtere Population aufweist (vgl. Abb. 29 und 30), gibt es zwei Erklärungen: Aus den Oberflächenschichten wandern ständig Tiere aller Altersstufen unter dem Einfluss von Licht (und Temperatur?) in die Tiefe. In 2 m befindet sich bereits der obere Rand der Wohnschicht, in der die Vermehrung aber besser ist als im Bereich des Populationsschwerpunktes. Zum andern können aber tägliche Vertikalwanderungen von mehreren Metern stattfinden. Es ist also anzunehmen, dass *Kellicottia* nachts Oberflächenschichten aufsucht, in denen übrigens auch die Futterverhältnisse besser sind als in der Tiefe, sich tagsüber aber bei starker Einstrahlung in tiefere Wasserschichten zurückzieht. RUTTNER [54] hat in den Lunzer Seen geringe Vertikalwanderungen im Spätsommer festgestellt. Er nimmt an, dass die Temperatur der Art nach oben eine Grenze setzt, da sie nie bis zur Oberfläche wandert. In neuester Zeit haben unter anderen Autoren SCHINDLER und NOVEN [61] Vertikalwanderungen bei *Kellicottia* beobachtet. Die maximalen Individuenkonzentrationen waren nachts allerdings nur ungefähr 1 m höher als am Tag.

Der nächtliche Aufenthalt in wärmeren Oberflächenschichten würde alle Lebensdaten der Art verändern. Die effektive Vermehrungsrate der Tiere, die tagsüber in 5 m anzutreffen sind, müsste in Wirklichkeit höher ausfallen, denn bei der Berechnung der Reproduktionsrate wäre eine höhere Temperatur als die in 5 m gemessene zu berücksichtigen. Damit könnten die hohen Individuendichten in 5 m erklärt werden. Bei Punktfängen wäre somit die Berechnung der Reproduktionsrate bei dieser Arbeit mit Fehlern behaftet. Da die Wanderungen bloss einige Meter betragen, werden diese Fehler bei der Berechnung von *B* in Mischproben weniger ins Gewicht fallen.

6. Das Phytoplankton

Bei den vorliegenden Untersuchungen wurde nach der Auszählmethode von Utermöhl und der Volumenberechnung nach Lohmann die Biomasse des Phytoplanktons bestimmt. Diese Methode, die noch immer als die sicherste Grundlage für die biologische Beurteilung eines Sees gilt [41], erlaubt in Hinblick auf Nahrungsuntersuchungen Algenarten getrennt zu erfassen. Mit neueren, weniger zeitraubenden Methoden, wie der Bestimmung eines konstanten Bauelementes der organischen Gerüstsubstanz [42], kann nur das Gesamtphytoplankton berechnet werden.

Bei der Berechnung der Volumina der verschiedenen Algenarten hat sich gezeigt, dass diese für jedes Gewässer neu bestimmt werden müssen. Die für den Sempachersee berechneten wichen zum Teil beträchtlich von denjenigen des Zürichsees (Bosli-Pavoni, schriftliche Mitteilung) und denjenigen, die NAUWERCK [37] für den See Erken angibt, ab. Ausserdem ist auf die Grössenvariation verschiedener Zellarten im Jahresverlauf zu achten. So waren Zellen von *Cryptomonas ovata* im Frühling stets am grössten und wurden gegen den Sommer und Herbst hin kleiner. 1971 wurden im Frühling Volumina zwischen $3500 \mu^3$ und $4500 \mu^3$ errechnet, während die durchschnittliche Jahresgrösse 1970 nur $2100 \mu^3$ betrug. Die Überprüfung der verschiedenen Zelldimensionen konnte nicht bei allen Algenarten vorgenommen werden. Im allgemeinen war bei den Berechnungen der Volumenfaktor ein Jahresdurchschnittswert.

Umfassende Untersuchungen über das pflanzliche Plankton des Sempachersees liegen noch keine vor. HEUSCHER [26] hat einige qualitative Angaben über Planktonalgen veröffentlicht. PAVONI [41] untersuchte zur Zeit der Sommerstagnation eine Probenahmeserie und verglich die Ergebnisse mit solchen aus andern Schweizer Seen. ZÜLLIG [73] zeigte auf Grund von Untersuchungen an Sedimentbohrkernen die Gliederung der Phytoplanktonproduktion im Zusammenhang mit dem Eutrophierungsprozess auf.

6.1 Artenliste

In der Untersuchungsperiode 1969/70 wurden im Sempachersee 84 Algenarten, davon 41 Nannoplankter, gefunden. Tabelle 7 gibt dazu eine Übersicht. (Die Abgrenzung von Nanno- und Netzplankter wurde von PAVONI [41] übernommen.) Systematisch sind die Algen nach FOTT [11] gegliedert. Das Bestimmen erfolgte nach den Bestimmungswerken von GEITLER [14], HUBER-PESTALOZZI [29], PASCHER [40] und SKUJA [65, 66]. Die Liste erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

6.2 Das Phytoplankton im Jahresverlauf

Bei der Darstellung und Beschreibung des Phytoplanktons im Jahresverlauf soll nur das Jahr 1970 berücksichtigt werden, in dem regelmässige Proben entnommen wurden.

6.2.1 Prozentuale Verteilung der Biomasse auf die Tiefenstufen

In Abb. 32 wird anhand der 13 über das ganze Vertikalprofil entnommenen Probenreihen aufgezeigt, wie sich die Biomasse des Gesamtphytoplanktons unter 1 dm^2 an den einzelnen Fangdaten prozentual auf die verschiedenen Tiefenstufen verteilt.

Während der Winterstagnation und Frühlingsvollzirkulation entfallen $1/5$ bis $1/4$

Tabelle 7. Artenliste des Phytoplanktons des Sempachersees. Na = Nannoplankton (eine exakte Abgrenzung dieser Formen ist nicht möglich; die Einteilung wurde von PAVONI [41] übernommen). Table 7. List of phytoplankton species of the Sempachersee in 1970. Na = nannoplankton (classification according to PAVONI [41]).

Bacteriophyta

Spirillum sp.

Leptotrix sp.

Cyanophyta

Microcystis flos-aquae (Wittr.)

Na *Aphanocapsa elachista* var. *conferta*
W. et G. S. West

Na *Aphanocapsa delicatissima* W. et G. S. West
Chroococcus minutus (KG.) Naeg.
Coelosphaerium kützingianum Naeg.
Coelosphaerium naegelianum Ung.
Oscillatoria rubescens D. C.
Aphanizomenon flos-aquae (Wittr.)
Anabaena planctonica Brunnth.

Chlorophyta

Na *Chlamydomonas* sp.

Na *Phacotus lenticularis* Ehrnb.

Na *Phacotus* sp.

Pandorina morum (Müller) Bory
Eudorina elegans Ehrnb.

Na *Gemmellicystis neglecta* Teiling em. Skuja
Na *Gloeocystis planctonica* (W. et G. S. West)
Lemm.

Na *Gloeococcus schroeteri* (Chod.) Lemm.

Na *Characium gracilipes* F. D. Lambert
Pediastrum duplex Meyen

Pediastrum biradiatum Meyen

Chodatella citrififormis Snow

Chodatella ciliata (Lagerheim) Lemm.

Na *Oocystis lacustris* Chodat

Na *Oocystis marssonii* Lemm.

Na *Oocystis solitaria* Wittrock

Na *Tetraëdron minimum* (A. Br.) Hansg.

Na *Scenedesmus quadricauda* Turpin em. Chod.

Na *Scenedesmus arcuatus* Lemm.

Crucigenia rectangularis (A. Br.) Gay

Crucigenia irregularis

Dictyosphaerium ehrenbergianum Naeg.

Na *Selenastrum minutum* (Naeg.) Collins

Na *Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs

Ankistrodesmus setigerus (Schroed.)

G. S. West

Coelastrum mikroporum Naeg.

Coelastrum reticulatum (Dang.) Senn

Na *Elakatothrix gelatinosa* Wille

Na μ -Algen (Größenordnung unter 5 μ):

Chlorella pyrenoidosa Chick

Stichococcus sp.

Coccomyxa sp.

Conjugatae

Mugeotia sp.

Na *Closterium acutum* Bréb.

Closterium aciculare West

Closterium sp.

Na *Cosmarium phaseolus* Bréb.

Na *Cosmarium* sp.

Staurastrum gracile Ralfs

Staurastrum paradoxum Meyen

Staurastrum avicula Bréb.

Chromophyta

Chrysophyceae

Na *Pseudopodinella erkensis* Skuja

Na *Mallomonas akrokosmos* Ruttner

Na *Erkenia subaequiciliata* Skuja

Na Farblose Flagellaten, einige Vertreter:

Chromophyta: *Bodo* sp.

Heterochromonas sp.

Monas sp.

Chlorophyta: *Paramastix* sp.

Diatomeae

Melosira islandica O. Müller

Na *Cyclotella kützingiana* Thwaites

Na *Cyclotella comta* (E.)

Na *Cyclotella comensis* Grun.

Na *Stephanodiscus alpinus* Hust.

Na *Stephanodiscus hantzschii* Grun.

Fragilaria crotonensis Kitten

Fragilaria construens var. *triundulata*

Reichert

Asterionella formosa Hasall

Synedra acus KG.

Synedra acus var. *delicatissima*

Nitzschia sp.

Tabellaria fenestrata (Lyngb.)

Peridineae

Na *Gymnodinium lantzschii* Utermöhl

Na *Gymnodinium helveticum* Penard

Na *Gymnodinium* sp.

Peridinium cinctum (O. F. M.) Ehrnb.

Ceratium hirundinella (O. F. M.) Schrank

Cryptophyceae

Na *Rhodomonas lacustris* Pascher et Ruttner

Na *Rhodomonas lens* Pascher et Ruttner

Na *Cryptomonas ovata* Ehrnb.

Na *Cryptomonas marssonii* Skuja =

Cr. erosa var. *reflexa* Marsson

Na *Cryptomonas rostratiformis* Skuja

Na *Katablepharis ovalis* Skuja

der gesamten Algenbiomasse auf die obersten drei Tiefenstufen (0–17 m); in 0–5 m sind es in diesem Zeitabschnitt nur zwischen 5,4% und 7,7%. Das Phytoplankton ist in der ganzen Wassersäule homogen verteilt. Die Biomasse der Durchschnittsliter der 8 Tiefenstufen liegt von Januar bis Ende März in der gleichen Grössenordnung. Mit fortschreitender Erwärmung der Oberflächenschichten nimmt sie um ein Vielfaches zu, und ihr Prozentanteil zwischen 0 m und 17 m Tiefe steigt sprunghaft an. Am 28. April befinden sich dort schon rund 50% des Gesamtphytoplanktons. Während der Sommerstagnation (Mitte Juni bis Mitte Oktober) sind unterhalb 17 m nur noch durchschnittlich 15% der Gesamtbiomasse vorhanden. Am 23. Juli, zur Zeit des Grünalgen-Peridineen-Maximums, wird zwischen 0 m und 5 m mit 96% der

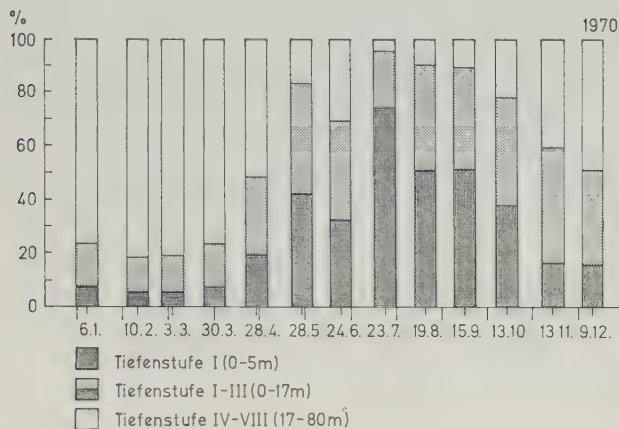


Abb. 32. Prozentuale Verteilung der Gesamtbiomasse des Phytoplanktons auf die Tiefenstufen I, I-III und IV-VIII in 13 Probe-serien (Gesamtbiomasse unter 1 dm² zwischen 0 m und 80 m, 1970).

Fig. 32. Percentage dispersion of the total phytoplankton biomass below 1 dm² between 0 and 80 m in 1970, to depths I (0–5 m), I-III (0–17 m) and IV-VIII (17–80 m).

grösste Biomassenanteil des Jahres gefunden. Einen Monat früher fällt der Prozentsatz der gleichen Tiefenstufe wegen der Ablösung der Algengruppen relativ niedrig aus. Die Crypto- und Chrysophyceen-Populationen sind bereits zusammengefallen, während die Grünalgen- bzw. Peridineen-Entwicklung noch nicht eingesetzt hat. Während der Sommerstagnationsperiode befinden sich durchschnittlich 50% des Standing crop in den unmittelbaren Oberflächenschichten (0–5 m). Im Vergleich dazu sind die Tiefenstufen IV-VIII praktisch leer. Neben wenigen aussinkenden Algen der verschiedensten Gruppen und viel Detritus treten nur noch die sich vorwiegend heterotroph ernährenden *Gymnodinium*-Arten in tiefer gelegenen Wasserschichten häufiger auf. PAVONI [41] fand bei der einmaligen Probenahme im August 1963 in 30 m Tiefe ausser *Gymnodinium helveticum* ebenfalls nur noch viel Detritus. Während der Herbstteilzirkulation nimmt der Biomassenanteil in der Tiefe wieder zu.

Das Sauerstoffminimum im Metalimnion (vgl. Abb. 5) wirkt sich von Ende Juli an besonders in der dritten Tiefenstufe aus, die von diesem Datum an bis Mitte Oktober nur etwa 5% der Gesamtbiomasse beinhaltet. Der Grund für die charakteristische Schichtung des Phytoplanktons während der Stagnationsperiode im Sommer ist einmal in der ausgeprägten Temperatursprungschicht, zum andern im metalimnischen Sauerstoffminimum zu suchen (vgl. auch [41]).

6.22 Gesamtbiomasse und Sichttiefe

In den folgenden graphischen Darstellungen wird jeweils nur die Biomasse der obersten drei Tiefenstufen miteinbezogen, da im Untersuchungsjahr 1970 nicht nur die monatlich eingebrachten Fänge von 0 bis 80 m, sondern auch die dazwischen liegenden von 0 bis 17 m mitberücksichtigt werden sollen (vgl. 2.1). Dass damit nicht die gesamte unter der Flächeneinheit vorhandene Algenbiomasse einbezogen wird, fällt nur in der kalten Jahreszeit, nicht aber während der eigentlichen Produktionsperiode, ins Gewicht (Januar bis April und von Oktober bis zum Jahresende zu niedrige Werte).

Das Gesamtphytoplankton zeigt nach Abb. 33 im Jahresverlauf drei hervorstechende Maxima: ein erstes relativ breites im Frühling, das vor allem Crypto- und Chrysophyceen bestreiten (Mitte Mai $328 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$), und ein zweites, kurzes der Chlorophyceen und Peridineen Ende Juli. Zu diesem Zeitpunkt wird die grösste Biomasse mit rund $650 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$ zwischen 0 m und 17 m erreicht. Schliesslich ist eine breite dritte Spitze im September und Oktober (Mitte Oktober $568 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$) vorhanden, für welche praktisch ausschliesslich die Peridineen verantwortlich sind.

Wird die Biomassenkurve des Gesamtphytoplanktons mit der Sichttiefe verglichen (Abb. 33), so kann festgestellt werden, dass sich bis zum zweiten Maximum mit zunehmender Biomasse die Durchsichtigkeit des Wassers verringert und umgekehrt mit abnehmender vergrössert. Während der Sommerstagnation wird der Zusammenhang unklar. Die Sichttiefe des Wassers nimmt in dieser Zeitspanne, trotz steigender Biomasse, sukzessive zu. Dies kann damit erklärt werden, dass die Partikeldichte von August bis Oktober abnimmt, da zunehmend Netzplankter dominieren, die zwar ein grosses Volumen aufweisen, aber in geringer Individuenzahl vorhanden sind. Die Sichttiefenkurve verläuft eher analog zu derjenigen der Nannoplanktonbiomasse.

Die geringsten Sichttiefen liegen zur Zeit des Frühling-Vorsommer-Maximums (14. Mai 1970: 2 m, 11. Juni 1970: 1,7 m) und des Sommermaximums (23. Juli 1970: 1,8 m). Die grösste Durchsichtigkeit des Wassers kann im Januar (9,5 m) und im Dezember (10,2 m) registriert werden. Zwischen Abklingen des Crypto- und Chrysophyceen-Höchstwertes und dem Aufbau des zweiten Maximums sinkt die Gesamtbiomasse auf einen Tiefstand ab, auf dem sie rund einen halben Monat verbleibt. Die Ablösung der Algengesellschaften spiegelt sich in der Sichttiefe wider, die um mehr als das $2\frac{1}{2}$ -fache auf über 5 m ansteigt. Eine Zunahme der Durchsichtigkeit in der gleichen Grössenordnung kann auch 1969 beobachtet werden (13. Mai 1969: 1,8 m, 16. Juni 1969: 5,1 m). PERRET [47] stellte in den Jahren 1967 und 1968 ebenfalls diesen Anstieg nach dem ersten Sichttiefenminimum fest.

6.23 Der Anteil von Netz- und Nannoplankton

Im Winter und im Frühling macht das Nannoplankton praktisch die gesamte Phytoplanktonbiomasse aus. Mitte Mai befinden sich unter 1 dm^2 zwischen 0 m und 17 m 325 mm^3 dieser Kleinstalgen, die zu diesem Zeitpunkt 99,5% der Gesamtbiomasse für sich beanspruchen. Der Hauptteil des Nannoplanktons besteht aus Crypto- und Chrysophyceen. Mitte Mai bestreiten diese Algen 75%, Mitte Juni gar 95%. Zu Beginn der Sommerstagnation geht der Anteil des Nannoplanktons zugunsten des

Netzplanktons zurück. Es sind in erster Linie Dinoflagellaten, die immer mehr überhandnehmen. Am 30. September ist der Anteil des Netzplanktons mit 92,0% am höchsten.

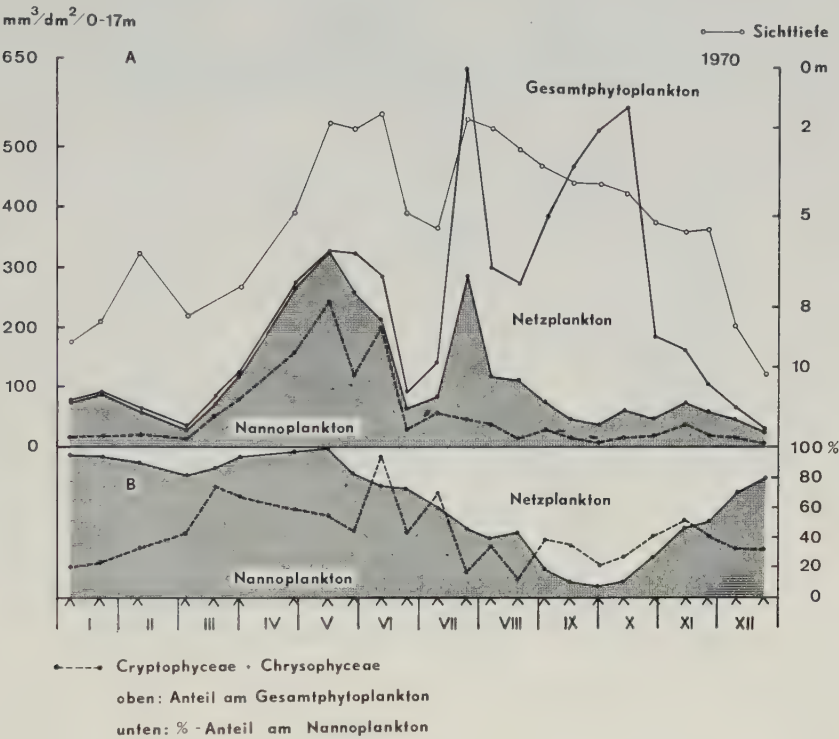


Abb. 33. Gesamtbiomasse des Phytoplanktons und der Anteil von Netz- und Nannoplankton (Rasterfläche) unter der Flächeneinheit (1 dm^2) zwischen 0 m und 17 m, mit besonderer Berücksichtigung der Crypto- und Chrysophyceen; A absolute Werte in mm^3 , B prozentualer Anteil von Netz- und Nannoplankton am Gesamtphytoplankton; im oberen Diagramm ist die Sichttiefe eingetragen.

Fig. 33. The relation of netplankton and nannoplankton to the total phytoplankton biomass below 1 dm^2 between 0 m and 17 m, with special reference to the Cryptophyceae and Chrysophyceae. A absolute data in mm^3 , B percentage proportions; in the upper diagram the Secchi depth is indicated.

6.24 Prozentualer Biomassenanteil der Algengruppen

In Abb. 34 ist der prozentuale Biomassenanteil der verschiedenen Algengruppen am Gesamtphytoplankton dargestellt. Ausserdem ist der Anteil von Netz- und Nannoplankton berücksichtigt. Als Ergänzung gibt Tabelle 8 die qualitative Zusammensetzung des Phytoplanktons wieder; es sind nur die häufigsten Arten aufgeführt. In Abb. 35 ist die Biomasse der wichtigsten Nannoplankter im Jahresverlauf aufgezeichnet. Diese Arten kommen als Nahrung für teilweise oder ausschliesslich herbivore Rotatorien in Frage. Im folgenden werden die wichtigsten Algengruppen und Arten besprochen.

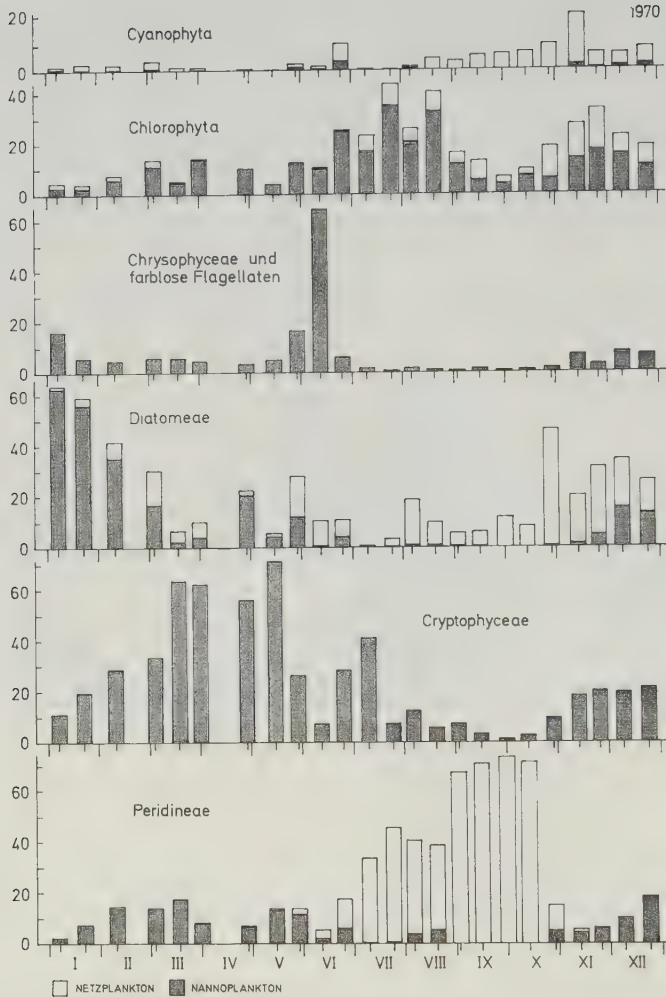


Abb. 34. Prozentualer Biomasseanteil der verschiedenen Algengruppen am Gesamtphytoplankton, mit Berücksichtigung des Netz- und Nannoplanktons (Biomasse unter 1 dm² zwischen 0 m und 17 m, 1970).

Fig. 34. Biomass proportions of the different nannoplankton and groups of nannoplankton to the total phytoplankton biomass in 1970 expressed in per cent (biomass below 1 dm² between 0 m and 17 m).

Cyanophyta

Die Blaualgen stellen im Jahresverlauf einen geringen Anteil am Gesamtphytoplankton dar. Mitte Oktober und Mitte November wird die grösste Biomasse mit 41,8 bzw. 35,3 mm³/dm² gemessen. In der Tiefenstufe 0–5 m kann Mitte November mit 0,52 mm³ auch die grösste Blaualgenmasse pro Liter registriert werden. Mit 21,8% ist der Anteil am Gesamtphytoplankton im Spätherbst am höchsten. *Coelosphaerium naegelianum* bestreitet den grössten Teil der Cyanophyten-Biomasse. Die Nannoplankter *Aphanocapsa delicatissima* und *A. elachista* erreichen am 19. August in 0–5 m mit 1,2 Mio. Kolonien die grösste Dichte, was einer Biomasse von 4,5 mm³/

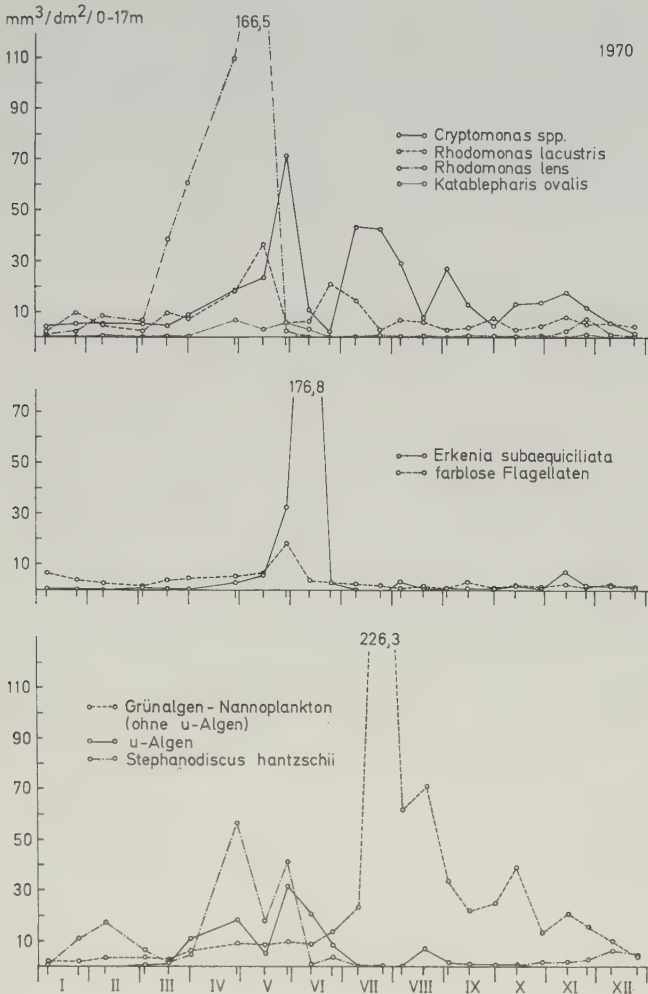


Abb. 35. Biomasse der wichtigsten Nannoplankter und Gruppen von Nannoplanktern im Jahresverlauf (Biomasse unter 1 dm^2 zwischen 0 m und 17 m, 1970).

Fig. 35. Biomass of the most important nannoplankton and groups of nannoplankton in 1970 (biomass below 1 dm^2 between 0 m and 17 m).

dm^2 entspricht. Auch von April bis Juni sind die beiden Arten häufig. *Oscillatoria rubescens* ist im Sempachersee das ganze Jahr über in geringer Biomasse vertreten. Während der Sommerstagnation ist sie praktisch immer in den Tiefenstufen II oder III eingeschichtet. PAVONI [41] hat die Blaualge anfangs August 1961 nicht im Sempachersee gefunden und zählte das Gewässer zu den Seen ohne *Oscillatoria rubescens*. Das Auftreten des Plankters wurde erstmals 1965 beobachtet (Schwander, mündliche Mitteilung). Seither kommt die Art regelmässig im Phytoplankton vor. Waren die oben beschriebenen Arten alle perennierend (Tab. 8), tauchte *Aphanizomenon flos-aquae* und *Anabaena planktonica* nur sporadisch im Spätherbst- bzw. Winterplankton auf. Erstere Art kann im Sempachersee Wasserblüten bilden (Oktober 1967 [47]).

Tabelle 8. Qualitative Zusammensetzung der häufigsten Phytoplankter im Sempachersee von Januar bis Dezember 1970 (+ geringe Dichte, ++ mittlere Dichte, +++ Dichtehöchstwerte).

Table 8. Qualitative composition of the most abundant phytoplankton of the Sempachersee in 1970 (+ low density, ++ medium density, +++ highest density).

	1970											
	Jan.	Feb.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
<i>Aphanocapsa</i> spp.	+	+	+	+	+	+	+	++	+	+	+	+
<i>Coelosphaerium</i> spp.	+	+	+	+	+	+	+	++	+	+	+	+
<i>Oscillatoria rubescens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>								+		+		+
<i>Anabaena planctonica</i>										+		
<i>Chlamydomonas</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Phacotus lenticularis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pandorina morum</i> und <i>Eudorina elegans</i>						+	+	+	+	+	+	+
<i>Gemmelicystis neglecta</i>	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gloeococcus schroeteri</i> und <i>Gloeocystis planktonica</i>	+	+				+	+	+	+	+	+	+
<i>Characium gracilipes</i>	+	+				+	+	+	+	+	+	+
μ -Algen			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Oocystis</i> spp.	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tetradion minimum</i>	+	+				+	+	+	+	+	+	+
<i>Scenedesmus</i> spp.	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Crucigenia</i> spp.							+	+	+	+	+	+
<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i>	+	+						+	+	+	+	+
<i>Selenastrum minutum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Coelastrum</i> spp.		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Elakatothrix gelatinosa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mougeotia</i> sp.								+	+	+	+	+
<i>Closterium acutum</i> und <i>Closterium aciculare</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cosmarium phaseolus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Staurastrum</i> spp.	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+

Farblose Flagellaten	++	+		++	+	++	++++	++
<i>Pseudopodina erkenis</i>	++	+		++	+	++	++++	++
<i>Mallomonas akrokosmos</i>								
<i>Erkenia subaequiciliata</i>	++	++		+	+	+	++	++
<i>Melosira islandica</i>								
<i>Cyclotella</i> spp.								
<i>Stephanodiscus alpinus</i>								
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>								
<i>Fragilaria crotonensis</i> und								
<i>Fragilaria construens</i>								
<i>Asterionella formosa</i>								
<i>Synedra acus</i>								
<i>Rhodomonas lacustris</i>								
<i>Rhodomonas lens</i>								
<i>Cryptomonas</i> spp.								
<i>Katablepharis ovalis</i>								
<i>Gymnodinium lantzschii</i>								
<i>Gymnodinium helveticum</i>								
<i>Peridinium cinctum</i>								
<i>Ceratium hirundinella</i>								

Chlorophyta

Das Sommermaximum Ende Juli wird zu gleichen Teilen von Chlorophyceen (43,7% der Gesamtbiomasse) und Peridineen bestritten. Erstere erreichen mit $264 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$ am 23. Juli die grösste Biomasse; in der Tiefenstufe 0–5 m wird ein Durchschnittsliterwert von $3,8 \text{ mm}^3$ realisiert. Gemäss der Artenliste sind unter den 39 Grünalgenarten 25 Nannoplankter zu finden. Diese bestreiten zur Zeit des Maximums 86% der Chlorophyceen-Biomasse, was $226,3 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$ entspricht. Der Nannoplanktonanteil ist mit zwei Ausnahmen in den Herbstfängen stets grösser als derjenige des Netzplanktons. Die Netzplankter treten im Sommer mit *Pandorina morum* (*Eudorina elegans*) und *Coelastrum reticularum*, zu Ende des Jahres mit *Dictyosphaerium ehrenbergianum* und den beiden Staurastrum-Arten etwas stärker hervor als im Winter und Frühling. Die μ -Algen dominieren im Frühling. Sie machen von Ende März bis anfangs Mai im Durchschnitt 65% (Maximum 78%) der Grünalgenbiomasse aus und erreichen im ersten Maximum $18,4 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$, im zweiten $31,8 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$. Im Sommer und anfangs Herbst sind es Massenformen, die das Planktonbild prägen (Tiefenstufe 0–5 m): *Phacotus lenticularis* mit einem Maximum von 1,4 Mio. Zellen/l, *Gemelliscystis neglecta* mit 0,2 Mio. Zellen/l, *Gloeococcus schröteri* mit max. 15,2 Mio. Zellen/l sowie *Oocystis* spp. mit max. 3,4 Mio. Zellen/l.

Chrysophyceen und farblose Flagellaten

Bei diesen beiden Algengruppen handelt es sich durchwegs um Nannoplankter. Sofort ins Auge springt der einmalige ausserordentlich hohe Biomassenanteil am Gesamtphytoplankton von 64,2% Mitte Juni ($177 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$, Abb. 34). Er wird praktisch allein von *Erkenia subaequiciliata* (vgl. Abb. 36) bestritten. Im Durchschnittsliter der Tiefenstufe I finden sich am 11. Juni 69,1 Mio. Zellen dieser Art, was einer Biomasse von $3,4 \text{ mm}^3$ entspricht. Ausser in der Zeitspanne von Ende Mai bis Mitte Juni, in der *Erkenia* dominiert, und anfangs Januar, da *Mallomonas akro-kosmos* als ausgesprochen kaltstenothe Form ein Maximum aufweist, fällt der Anteil der beiden Algengruppen kaum ins Gewicht (nie über 5%). Farblose Flagellaten (vgl. Tab. 7) sind in allen Fängen, während der Sommerstagnation auch unterhalb der trophogenen Schicht, anzutreffen.

Diatomeen

Die Biomassenkurve der Kieselalgen weist im Jahresverlauf mehrere Maxima auf. Im Winter haben sie prozentual den grössten Anteil am Gesamtphytoplankton (6. Januar: 63,8%, höchster Literwert $0,3 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$ in Tiefenstufe II). Neben *Stephanodiscus alpinus* und den Cyclotellen-Arten dominiert vor allem *Stephanodiscus hantzschii* als typischer Winter- und Frühlingsnannoplankter. Am 28. April werden im Durchschnittsliter von 0 bis 17 m 2,8 Mio. Zellen gezählt, was einer Biomasse von $0,34 \text{ mm}^3$ entspricht. Setzen sich die Diatomeen im Winter und Frühling hauptsächlich aus Nannoplanktonformen zusammen, so finden sich während der Sommerstagnation fast ausnahmslos perennierende Netzplankter (Tab. 8) wie *Fragilaria crotonensis* – im Herbst auch *Fragilaria construens* – *Asterionella formosa* und *Synedra acus*. Zu Ende der Stagnationsperiode beträgt ihr Anteil rund 45% an der Gesamtbiomasse (28. Oktober). Mit Eintreten der Herbstzirkulation und der damit verbundenen Abkühlung nehmen die Nannoplankter wieder überhand.

Cryptophyceen

Die Cryptophyceen, alles Nannoplanktonformen, beherrschen das Planktonbild im Frühling (Abb. 34, vgl. Abb. 35, Tab. 8). Zuerst ist es *Rhodomonas lens*, der am 14. Mai ein gewaltiges Maximum von 4,8 Mio. Zellen/l in der Tiefenstufe 0–5 m aufbaut, was $3,16 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$ Biomasse bedeutet. Dies ist der zweitgrösste, im Jahresverlauf 1970 von einer Algenart erreichte Wert pro Liter. Gleichzeitig hat *Rhodomonas lacustris* mit gleich hohen Individuenzahlen seinen Höchstwert. Da diese Form wesentlich kleiner ist als ihre nahe Verwandte, kommt sie Mitte Mai nur auf $0,72 \text{ mm}^3/\text{l}$. Ende Mai haben dann auch die *Cryptomonas*-Arten (*Cryptomonas ovata* und *Cr. marssonii*) mit 0,48 Mio. Zellen bzw. $0,94 \text{ mm}^3$ Biomasse/l ihren Höhepunkt. Auf Grund der Zellformen im fixierten Zustand war es oft nicht leicht, die beiden *Cryptomonas*-Vertreter auseinanderzuhalten. Das Vorkommen von *Cr. marssonii* fällt ausschliesslich in die kältere Jahreszeit (Winter–Frühling). Die Form war mit wenigen Ausnahmen stets in Tiefenstufe II (5–11 m) eingeschichtet. Der Anteil der Cryptophyceen am Gesamtphytoplankton beträgt von Mitte März bis Mitte Mai durchschnittlich 63% (Maximum 71,5%). Die überzeugende Dominanz dieser Algengruppe

erstreckt sich im Frühling über zwei Monate. Anfang Juli ist noch einmal eine grosse *Cryptomonas*-Dichte zu verzeichnen. *Cryptomonas ovata* kommt in 0–5 m Tiefe mit 0,37 Mio. Individuen/l zu einem weiteren Maximum. Zu diesem Zeitpunkt taucht vorübergehend und in geringerer Dichte *Cr. rostratiformis* auf. Ist der Prozentanteil am Gesamtphytoplankton während der Sommerstagnation klein, steigt er nach der Herbstzirkulation wieder an und macht zu Anfang November bis Ende Jahr im Durchschnitt 20% aus.

Peridineen

Die Nannoplankter unter den Peridineen, *Gymnodinium helveticum* und *Gymnodinium lantzschii*, sind vorwiegend im Winter und Frühling im Plankton anzutreffen. Ihr Anteil am Gesamtphytoplankton überschreitet allerdings 18% nie. *Gymnodinium helveticum* ist allgemein häufiger. Eindrücklich vertreten sind die zwei Panzerflagellaten *Ceratium hirundinella* und *Peridinium cinctum*. Die zwei grössten Netzplankter des Sees produzieren von Anfang September bis Mitte Oktober die grösste pflanzliche Biomasse im Jahresverlauf. Die durchschnittlichen $345 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$ dieser Zeitspanne (Höchstwert $407 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$ am 13. Oktober) machen 70% (Höchstwert 73,4% am 30. September) der vorhandenen Gesamtbiomasse aus. Zum Vergleich kommt die zweitgrösste Algengruppe, die Cryptophyceen, in der Periode ihrer intensivsten Produktion auf $264 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$, was 63% der Gesamtbiomasse entspricht. *Ceratium* ist eindeutig die dominierende Form. Den höchsten Durchschnittsliterwert von Mitte September in 0–5 m Tiefe ($5,33 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$) bestreitet sie mit 74 200 Individuen bzw. $4,45 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$ Biomasse. Wie bereits vermerkt, tragen die Peridineen auch zum Sommermaximum Ende Juli bei, an dem sie mit 45,4% ($287 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$) am Gesamtphytoplankton beteiligt sind. Der grösste Literwert zwischen 0 m und 5 m beträgt zu diesem Zeitpunkt ebenfalls über $5 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$. Wiederum beherrscht neben den Grünalgen *Ceratium* vor *Peridinium* das Planktonbild; letztere Art kommt mit 27 000 Zellen, was $1,25 \text{ mm}^3/\text{dm}^2$ Biomasse entspricht, auf ihren Jahreshöchstwert.

6.3 Diskussion

Anhand von Sichttiefenvergleichen mit früheren Jahren und auf Grund der Angaben von ZÜLLIG [73] muss es seit den fünfziger Jahren im Sempachersee zu einer massiven Zunahme der Primärproduktion gekommen sein. Dieses Problem wird hier dargelegt. Weiter wird die Biomasse dieses Sees und deren Anteil an Netz- und Nannoplankton mit andern Schweizer Seen verglichen und das untersuchte Gewässer auf Grund seiner *Algengesellschaft* charakterisiert. Ausserdem werden die Ursachen für den Einschnitt in der Kurve der Gesamtbiomasse nach der ersten Algenmassenentfaltung diskutiert (*Biomassenminimum im Vorsommer*).

Zunahme der Primärproduktion. Die Sichttiefenvergleiche von PERRET [47] der Jahre 1967–1969 mit denjenigen von 1949 bis 1951 [22] zeigen, dass die Werte der Sichttiefenmaxima heute grösser und diejenigen der Minima kleiner sind als vor 20 Jahren. Besonders die geringen Sichttiefen im Frühling deuten auf eine gegenüber früher erhöhte Primärproduktion hin. 1969 wie 1970 liegen die Sichttiefen während der ersten Algenmassenentfaltung um 2 m. Die Gesamtbiomasse unter 1 dm^2 zwischen 0 m und 80 m beträgt 1970 in der Periode von Ende März bis Ende Mai im Durchschnitt 490 mm^3 . Dies sind 75% des Sommer- und 68% des Herbsthöchstwertes. Die Durchsichtigkeit des Seewassers war 1949–1951 in der gleichen Zeitspanne drei- bis viermal grösser, und die Minimawerte fanden sich um 3 m im Juli.

GROBE [22] hat im Mai der Jahre 1949–1951 folgende Sichttiefen gemessen: 7. Mai 1949: 6,6 m, 12. Mai 1950: 4,8 m, 30. Mai 1951: 5,9 m. Die Sichttiefen vor dem Monat Mai liegen alle wesentlich höher.

Es darf damit angenommen werden, dass es nur zu einem geringen, oder gar keinem Frühlingsmaximum kam. Während der Sommerstagnation der fünfziger

Jahre war allerdings die Primärproduktion bzw. die Menge der anfallenden organischen Substanz schon gross genug, um nach der Produktionsperiode über Seegrund ein Sauerstoffdefizit zu verursachen (24. September 1950, 9. Januar 1952 [22]).

Vergleich der Biomasse. Im Vergleich mit stark eutrophen Seen wie dem Zürichsee, dem Pfäffikersee [41] und der mesotrophen Horwer Bucht des Vierwaldstättersees [74] weist der Sempachersee nach Tabelle 9 die geringste Phytoplanktonbiomasse auf. Die beiden erstgenannten Gewässer haben nicht nur rund dreimal höhere Werte der durchschnittlichen Gesamtbiomasse pro Jahr, sondern auch rund zehnmal höhere Biomassenhöchstwerte. Die mesotrophe Horwer Bucht liegt im Jahresdurchschnitt in der gleichen Grössenordnung wie der Sempachersee, weist aber ebenfalls höhere Maximalwerte auf.

Tabelle 9. Vergleich der Phytoplanktonbiomasse des Sempachersees mit anderen Schweizer Seen (NE = Netzplankton, NA = Nannoplankton, GPH = Gesamtphytoplankton)¹⁾.

Table 9. Comparison of the phytoplankton biomass of the Sempachersee with that of other Swiss lakes (NE = netplankton, NA = nannoplankton, GPH = total phytoplankton).

See	Untersuchungs-jahr	Anzahl Proben	Wasser-säule unter 1 dm ²	Gesamtphytoplankton min.-max. Biomasse	Ø Jahr	Biomassen-anteil von NE und NA am GPH mm ³ (Ø Jahr)		Durchschnittlicher Anteil NA am GPH
			m	mm ³	mm ³	NE	NA	
Zürichsee, eutroph [41]	1958	22	0–134	100–2620	1255	1160	95	5,9
	1959	10		200–6920				9,0
Pfäffikersee, eutroph [41]	1961	11	0–35	80–6720	1410	1215	195	14,0
Sempachersee, mesotroph	1970	14	0–80	125–725	390	–	–	–
Vierwaldstättersee (Horwer Bucht), mesotroph [74]	1965–1967	24	0–20	70–1320	325	<i>Oscillatoria rubescens</i> 44% der Gesamtbiomasse (1965–1967)		
Sempachersee, mesotroph	1970	24	0–17	30–630	235	125	110	47,7

¹⁾ In den zum Vergleich herangezogenen Seen wurde die Biomasse nach der gleichen Methode wie im Sempachersee bestimmt.

Vergleich des Anteils von Netz- und Nannoplankton. Nach PAVONI [41] nimmt der prozentuale Biomassenanteil des Nannoplanktons mit zunehmendem Eutrophiegrad eines Gewässers zugunsten des Netzplanktons ab. GLIWICZ [16], der Primärproduktionsmessungen an filtriertem und unfiltriertem Seewasser in polnischen Gewässern durchführte, bestätigt diesen Befund. Der durchschnittliche Prozentanteil an Nannoplankton im Zürichsee beträgt 1958 nur 5,9% bzw. 1959 9% und im Pfäffikersee nur 14% (Tab. 9). Auch in der mesotrophen Horwer Bucht dürfte der Anteil des Nannoplanktons 1965–1967 eher gering gewesen sein. Der Netzplankter *Oscillatoria*

rubescens bestreitet in der Untersuchungsperiode 44% der Gesamtbiomasse. Demgegenüber erstaunen 1970 die ausgewogenen Biomassenanteile von Netz- und Nannoplankton im Sempachersee. Der durchschnittliche Anteil des Nannoplanktons am Gesamtertrag beträgt 47,7% und dürfte noch höher liegen, würde die Biomasse der gesamten Wassersäule einbezogen, denn das Phytoplankton, das von Januar bis April in den Tiefenstufen IV–VIII liegt (Abb. 32), besteht grösstenteils aus Nannoplankton. 1970 handelt es sich vermutlich in bezug auf das Phytoplankton nicht um ein Durchschnittsjahr. Dennoch dürfte der Anteil des Nannoplanktons am Gesamtphytoplankton auch in andern Jahren, im Vergleich mit andern mesotrophen Gewässern, überdurchschnittlich hoch sein. Diese Situation ist in erster Linie auf die hohe Frühling-Vorsommer-Produktion zurückzuführen, die beinahe ausschliesslich von Nannoplanktonformen mit massenhaftem Auftreten bestritten wird (*Stephanodiscus* spp., *Cyclotella* spp., *Rhodomonas* spp., *Cryptomonas* spp., *Erkenia subaequiliata* und μ -Algen). Von Ende April bis Mitte Juni 1970 besteht die Gesamtbiomasse des Phytoplanktons zwischen 0 m und 17 m zu 88% aus Nannoplankton, davon nehmen Crypto- und Chrysophyceen allein 69% für sich in Anspruch (Abb. 33).

Algengesellschaften. Die vier in Tabelle 9 verglichenen Gewässer sind in der Zusammensetzung des Phytoplanktons verschieden. PAVONI [41] bezeichnet den Zürichsee unter Berücksichtigung der quantitativen Verhältnisse als Blaualgen-Diatomeen-See⁵⁾, den Pfäffikersee als Blaualgen-Cryptophyceen-See. Die Horwer Bucht des Vierwaldstättersees kann auf Grund der Biomassenverhältnisse als Blaualgen-Diatomeen-Gewässer definiert werden.

Im Sempachersee dominieren, wie im Pfäffikersee, im Frühling bis Vorsommer 1969/70 die Cryptophyceen. Durch Sommer und Herbst 1970 prägen biomassenmässig die Peridineen das Phytoplanktonbild. 1969 setzt sich auf Grund der fünf in der zweiten Jahreshälfte eingebrachten Probeserien keine Algengruppe eindeutig durch. Der Biomassenanteil der Cyanophyceen fällt 1969 wie 1970 bescheiden aus. Die Blaualgen, die sich hauptsächlich in nährstoffreichem Milieu entfalten und im Planktonbild eines meso- und eutrophen Gewässers zu Massenentfaltungen kommen (vgl. [41], S. 325: die häufigsten Algengruppen in Gewässern verschiedenen Trophiegrades; dazu auch [12], S. 57), können in anderen Jahren auch im Sempachersee stärker in Erscheinung treten. PAVONI [41] fand in einer einmaligen Probeserie im August 1961 hauptsächlich *Coelosphaerium kützingianum* (48% des Phytoplankton-Gesamt volumens) im Sempachersee. Der von der Autorin berechnete Biomassenwert liegt übrigens in der Grössenordnung der Resultate von 1970: 3. August 1961 590 mm³ dm², 23. Juli 1970: 660 mm³/dm².

Es muss hier betont werden, dass bei koloniebildenden Blaualgen entweder die Einzelzellen oder ganze Kolonien gezählt werden können, was erhebliche Unterschiede bei der Biomassenberechnung ergibt. In den Proben 1969/70 fand sich zum Beispiel *Coelosphaerium kützingianum* und *C. naegelianum* stets in Einzelzellen vor, da die Kolonien durch das Fixieren zerstört wurden.

PERRET [47] beobachtete im Oktober 1967 eine Wasserblüte von *Aphanizomenon flos-aquae*. Die Blaualgen könnten zusammen mit den Peridineen in andern Jahren

⁵⁾ Heute scheint allerdings *Oscillatoria rubescens*, die 1958/59 mit vier Ausnahmen immer höhere Biomassenwerte aufwies als das restliche Netzphytoplankton, aus dem Zürichsee verschwunden zu sein (Thomas, mündliche Mitteilung).

den Hauptteil des Standing crop bilden und bei einer weiteren Nährstoffzunahme zu dominieren beginnen.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass der Sempachersee 1970 als Cryptophyceen-Peridineen-See angesprochen werden muss.

Biomassenminimum im Vorsommer. Nach einer ersten ausgeprägten Algenmassenentfaltung im Frühling sinkt die Biomasse im Vorsommer auf einen Tiefstand ab. Erst gegen den Sommer hin etabliert sich eine völlig anders zusammengesetzte Algengesellschaft. Ursache für den Einschnitt in der Biomassenkurve im Vorsommer (vgl. Abb. 33) kann einmal eine Nährstoffverknappung sein. Die Nährstoffe können nach der ersten Massenentfaltung in der Produktionsschicht aufgezehrt sein, und eine Nachlieferung und damit Produktionssteigerung erfolgt erst wieder, nachdem durch die Erwärmung tiefer liegender Wasserschichten hervorgerufene Zirkulationsströme aus der Tiefe produktionsbegrenzende Nährstoffe wie P und N remobilisiert haben. Nach SCHEGG [60] werden allerdings 60% der zum Abbau anfallenden organischen Substanzen in der trophogenen Schicht remineralisiert, und diese Abbauvorgänge verlaufen rasch. Die Hauptmasse der Algen, die das erste Maximum bestreiten, besteht aus zarten Flagellaten, die nach ihrem Absterben wohl noch zu einem wesentlich höheren Prozentsatz im kurzgeschlossenen Kreislauf der Produktionsschicht umgesetzt werden. Die Nährstoffnachlieferung scheint demnach garantiert zu sein. Es ist andererseits möglich, dass Nährstoffe in den Bakterienmengen, die sich in dieser Zeit bilden, akkumuliert werden [59]. Der Grund für das frühsummerliche Absterben des Phytoplanktons und das Stagnieren der Biomassen auf niedrigem Niveau kann auch in einer Überalterung des chemischen Milieus sowie in der Temperaturerhöhung zu suchen sein. Ausserdem kann angenommen werden, dass die sich neubildenden Algengesellschaften bis zu ihrer vollen Entfaltung eine gewisse Anlaufphase brauchen. Es muss weiterhin damit gerechnet werden, dass der See durch das während der ersten Algenmassenentfaltung aufkommende Zooplankton bis zu einem gewissen Grad «leergefressen» wird. In dieser Zeit findet unter anderem die intensivste Rotatorientfaltung des Jahres statt (vgl. Abb. 23).

7. Nahrungsbeziehungen der Brachioniden *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* und *Kellicottia longispina* zu Nannoplanktonalgen

Aus der Zuwachsgeschwindigkeit bzw. der Eiproduktion einer Population lässt sich der Wert der angebotenen Nahrung ablesen [37]. Wichtige Lebensdaten der Rädertiere, wie die Zahl der abgelegten Eier, das Intervall zwischen den Eiablagen, die Juvenilphase und damit die Generationszeit, sind futterabhängig (vgl. 5.11). Die drei Brachioniden *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* und *Kellicottia longispina* zeigen im Sempachersee im Frühling die höchsten Ei- bzw. Reproduktionsraten (Abb. 25, 26) und weisen bis in den Vorsommer die grössten Populationsdichten des Jahres auf. Auch andere produktionsbiologisch ins Gewicht fallende Rädertierarten (*Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta pectinata* u.a.) zeigen in den Monaten April bis Juni ihre stärkste Vermehrung (Abb. 22). Andererseits dominieren unter den Nannoplanktonalgen im Frühling bis Vorsommer die Crypto- und Chrysophyceen (Abb. 33, 34).

Sie bestreiten zeitweise über 90% der vorhandenen Biomasse. Es stellt sich die Frage, ob zwischen den drei Rotatorienarten und diesen Algengruppen, die während der ganzen Produktionsperiode im See zu finden sind, ein Zusammenhang besteht und ob ausserdem auch andere Futterpartikeln, die ebenfalls im Frühling bis Vor-sommer oder während der Sommerstagnation Maxima haben, als Nahrung dienen können. Detritus und Bakterien, die ebenfalls als Nahrung in Frage kommen, werden nicht berücksichtigt.

7.1 Das Nahrungsspektrum der Brachioniden (Literaturzusammenstellung)

POURRIOT [50] hat die bisherigen Erkenntnisse über die Nahrungsansprüche vieler Rotatorienarten zusammengestellt. Der Autor glaubt, dass alle Rädertierformen eine Vorliebe für eine Art oder eine Gruppe von Futterpartikeln haben. Die Spezialisierung in der Nahrungsauswahl geht so weit, dass verschiedene Varietäten, wie zum Beispiel *Brachionus urceolaris* [48], ungleiche Futteransprüche zeigen. Prinzipiell kommen Algen, Detritus und Bakterien als Nahrungsquellen in Frage. Von den Algen können nur diejenigen vom Nannoplanktontyp gefressen werden, Netzplankton steht nur in Form von Detritus als Nahrung zur Verfügung. Nach NAUMANN [35] und GOSSLER [21] lässt der Bau der Mundöffnung bei *K. cochlearis* und *Kellicottia longispina* nur die Aufnahme von Nahrungsteilchen zu, die kleiner als 10–12 μ sind. Für *K. quadrata* gelten sicher die gleichen Grössenordnungen.

Die drei Arten zeigen folgende Nahrungsansprüche ([50], Zusammenfassung; Algenarten mit * sind im Sempachersee vorhanden):

K. cochlearis: Als Nahrung dienen kleine Algen, die zu den Ordnungen der Crypto- und Chrysomonadales gehören, ausserdem einige Arten der Ordnungen Chlorococcales und Volvocales (*Chlorella* sp.* und *Chlamydomonas* sp.* werden aber nicht gefressen) sowie vermutlich Detritus und Bakterien aus dem Phytoplanktonabbau. Die Art konnte nur mit *Quadrigula* sp. und *Cryptomonas curvata* gezüchtet werden. PURRIOT [49] hat die Aufnahme von *Cryptomonas*-Zellen beschrieben, die als Futterpartikeln grösser sind als 10–12 μ und als ausgewachsene Algen in den Dimensionen als Nahrung nicht in Frage kämen. Die Flagellaten werden mit den Zähnen, welche die Unci des Kauers bilden und in die Ebene der Mundöffnung gebracht werden können, angegriffen. Die Zellen verformen sich, platzen schliesslich, wobei die Bestandteile vom Rotator aufgenommen werden. Andererseits können die reduzierten Teilungsstadien der *Cryptomonas*-Zellen von den Tieren ganz verschlungen werden, da sie grössenordnungsmässig passen.

K. quadrata: Das Algenspektrum dieser Art scheint auf Grund der Literaturangaben breiter zu sein als dasjenige ihrer nahen Verwandten. Neben Euglenen, Volvocalen und Chlorococcalen sollen wiederum Crypto- und Chrysophyceen aufgenommen werden. Selbst Diatomeen wurden im Magen der Tiere festgestellt. Die Rotatorienart konnte mit *Chlorella pyrenoidosa**, *Quadrigula* sp., *Chlamydomonas* sp.*, *Haematococcus pluvialis*, *Phacus pyrum* und *Cryptomonas* sp.* gezüchtet werden. Neben Algen soll auch Detritus als Nahrung dienen.

Kellicottia longispina: Sie scheint ein ausgesprochener Nahrungsspezialist zu sein. Ihr werden nur Chrysophyceen als Futterpartikeln zugesprochen. *Cryptomonas* sp.* wird im Zuchtversuch zwar aufgenommen, zu einer intensiven Vermehrung der Art kommt es aber nicht.

7.2 Vergleiche zwischen Reproduktionsraten (B) der drei Brachioniden und Biomassen von Nannoplanktonalgen.

Es wurden bei den vorliegenden Untersuchungen verschiedene Methoden angewandt, um Nahrungsbeziehungen zwischen den drei Brachioniden und Nannoplanktonalgen zu finden. Nur der Kurvenvergleich von Reproduktionsraten der drei Arten mit Biomassen von Nannoplanktern zeitigte aber befriedigende Ergebnisse.

Eine Bestätigung derselben durch Magenuntersuchungen war nicht möglich. Vom Mageninhalt her kann weder auf die Qualität noch auf die Grösse der aufgenommenen Nahrungsteilchen geschlossen werden (vgl. dazu auch [19]). Auch Direktbeobachtungen der Nahrungsaufnahme, wie sie EDMONDSON [6] vorgeschlagen hat, (aufkleben von hungrigen Tieren mit Vaseline auf einen Objektträger, Zugabe von Nannoplanktonalgen und Beobachtung der Nahrungsaufnahme im hängenden Tropfen im Umkehrmikroskop), ergeben ohne spezielle Filmausrüstung und Algenreinkulturen keine eindeutigen Resultate. Die Nahrungsaufnahme von grössenordnungsmässig passenden Partikeln geht sehr schnell vor sich. Es kann zwar verfolgt werden, wie sich der Magen des beobachteten Tieres füllt, die Identifikation der aufgenommenen Nahrungsteilchen gelingt jedoch nur ausnahmsweise, und auch dann ist nicht ausgeschlossen, dass die Aufnahme wegen des «unphysiologischen» Zustandes der Tiere nicht zufällig erfolgte. Bei *K. cochlearis*, wie auch bei *Kellicottia*, wurde sicher je einmal das Verschlingen von *Rhodomonas lacustris* beobachtet. Es wurde oftmals registriert, dass Zellen von *Cryptomonas ovata* von *Kellicottia* längere Zeit im Buccaltrichter festgehalten und keineswegs abgewiesen wurden, wobei der Kauer fortwährend gegen die Algenzelle stiess. Einmal konnte ganz deutlich das Platzen des Flagellaten gesehen werden. Wie es schien, wurden aber die Bestandteile nur zum Teil resorbiert. Das Fressen von Algen in der Grössenordnung von *Cryptomonas* wäre demnach möglich und würde bei *Kellicottia* in einer ähnlichen Weise erfolgen, wie es POURRIOT [50] für *K. cochlearis* beschrieben hat (vgl. 7.1.) Bei letzterer Art, wie übrigens auch bei *K. quadrata*, wurde die Aufnahme dieses Flagellaten nicht beobachtet.

Schliesslich führten auch im Mai 1971 durchgeführte Expositionsversuche mit *K. cochlearis* zu keinem Erfolg. Es wurde versucht, ausgehend von in futterdurchlässigen Kammern gehaltenen Einzeltieren, die Vermehrungsintensität bei einer bestimmten Futtersituation zu messen. Es kam in 2 m Tiefe in den 40 exponierten Kammern nur teilweise und zu einer recht unterschiedlichen Vermehrung. Starke Verkalkung der Kammern störte vermutlich den Futteralgentransport. METZGER [34] hat bei Expositionsversuchen mit Rotatorien im Bodensee in 2 m Tiefe ebenfalls eine Vermehrung festgestellt.

Fütterungsexperimente schliesslich scheiterten daran, dass es nicht gelang, die futterverdächtigen Crypto- und Chrysophyceen in grossen Mengen zu züchten.

Es wurde nach der Untersuchungsmethode vorgegangen, die EDMONDSON [4–6] in den Seen des «English Lake District» angewandt hat. Allerdings wurden nicht aus Netzfängen errechnete Reproduktionsraten mit dem Trockengewicht von Algen verglichen, sondern die aus den Mischproben (Tiefenstufe 0–5 m und 5–11 m; 1969/70) bzw. Punktfängen (2 m Tiefe; Frühling 1971) errechneten Reproduktionsraten (vgl. 5.1) mit dem Frischgewicht futterverdächtiger Algen. Zudem liegen hier zur Mitberücksichtigung Individuenzahlen vor. Bakterien und der Umweltfaktor Temperatur wurden nicht in die Untersuchungen einbezogen.

Bei der Auswahl der auf Zusammenhänge mit B zu prüfenden Nannoplankter sind neben der Grösse auch andere Kriterien zu beachten. Es gilt unter anderem festzustellen, ob Nannoplankter zahlen- und mengenmässig als Nahrungsquelle während einer positiven Populationsentwicklung einer Rotatorienart von Bedeutung sind. Diese Entscheidung wird hier nicht auf Grund von Berechnungen, sondern rein empirisch getroffen.

Die von einem Rädertier aufgenommene Futtermenge kann nur experimentell bestimmt werden, wenn dessen Filtrierrate ([36], Erman 1956, zitiert in [20], gibt für *K. cochlearis* 0,007 ml/Tier je Stunde an) oder Fressrate bekannt ist. Ausserdem müssen Angaben über den Futterumsatz vorliegen, der angibt, welche Futtermenge dem Tier zu einem bestimmten Zeitpunkt wirklich zur Verfügung steht ([6], vgl. 7.3).

Es stellt sich auch die Frage, ob Algen, die in grosser Dichte vorhanden sind, von Rädertieren überhaupt genutzt werden können, wenn andere Umweltfaktoren (zum Beispiel die Temperatur, das Licht) die Vermehrung begrenzen. Dies betrifft in der Grösse passende Algen, die ausserhalb der eigentlichen Vegetationsperiode einer Rädertierart eine intensive Produktion zeigen. Weiter müssen auch die Individuenzahlen mitberücksichtigt werden. Es kann eine Alge oder Algengruppe mit einer geringen Biomasse auch dann als Nahrungsquelle in Frage kommen, wenn *B* einer Rotatorienart relativ hoch, deren Individuendichte jedoch gering ist. Ohne Zweifel genügt zur Aufrechterhaltung einer kleinen Population auch ein geringes Futterangebot. Die kausalen Zusammenhänge zwischen Vermehrung von Rotatorienarten und Algen bzw. Algengruppen sind zu Beginn der Vegetationsperiode, im Frühling bis Vorsommer, am klarsten.

7.21 Graphische Auswertung

Gemäss den oben angeführten Kriterien wurde vor der Durchführung von Korrelationsberechnungen eine graphische Auswertung vorgenommen, mit der Absicht, analoge Kurvenverläufe zwischen *B* der drei Brachioniden und den Biomassen grössenordnungsmässig passender Nannoplankter (mit Ausnahme von *Cryptomonas* spp. nicht grösser als 12 μ in der Breite) zu finden. Es wurde vor allem die Situation in der Periode Frühling bis Vorsommer der einzelnen Jahre sorgfältig analysiert.

Auf Grund der Literaturbefunde waren Futteralgen in den drei Algenklassen Chrysophyceen, Chlorophyceen und Cryptophyceen zu suchen. Zudem war die heterogene Gruppe der farblosen Flagellaten einzubeziehen, da sich unter ihnen auch Vertreter der Chrysophyceen befinden (vgl. Tab. 7). Unter den vorhandenen Chrysophyceen fielen *Pseudopodinella erkensis* und *Mallomonas akrokosmos* wegen ihrer geringen Biomasse ausser Betracht. Letztere Art kommt zudem ausschliesslich in der kalten Jahreszeit in etwas grösserer Zahl vor. Bei den Chlorophyceen war die Auswahl bedeutend schwieriger. Bei der grossen Zahl von Nannoplanktern dieser Klasse, die anfangs Juli eine mächtige Biomasse aufbauen (vgl. Abb. 33), war es nicht möglich, festzustellen, ob zum Beispiel Teilungsstadien von Algen oder Einzelzellen von koloniebildenden Formen, die im Durchmesser 12 μ und weniger betragen, aufgenommen werden. In die Untersuchung wurden nur die μ -Algen (vgl. Tab. 7), welche auch im Frühling zahlreich vorhanden sind, einbezogen. *Chlamydomonas* sp., eine Grünalge, die auch im Frühling bis Vorsommer im Plankton anzutreffen ist, war stets in geringer Biomasse vorhanden. Von den Cryptophyceen fällt *Rhodomonas lens* ausser Betracht, da die Vegetationsperiode der kaltstenothermen Alge regelmässig vor den Zeiten der stärksten Vermehrung der Rädertierarten zu Ende geht (vgl. zum Beispiel Abb. 26 und 35). *Katablepharis ovalis* schliesslich fällt neben den andern Cryptophyceen biomassenmässig nicht ins Gewicht.

Die in Abb. 36 und 37 eingetragenen Algenarten sind auf Grund der graphischen

Auswertung für die drei Brachioniden potentielle Futteralgen. Sie werden hier, als Beispiel, der Reproduktionsrate von *K. cochlearis* gegenübergestellt. Neben ihnen können zusätzliche Nannoplankter, wie zum Beispiel Vertreter der Chlorophyceen, als Nahrungspartikeln in Frage kommen. Ausserdem bleiben Detritus und Bakterien unberücksichtigt. Es scheint, dass die in den zwei Abbildungen aufgeführten Algen bzw. Algengruppen (im folgenden soll der Einfachheit halber nur noch von Algen gesprochen werden), besonders wenn die Frühling-Vorsommer-Situation in den verschiedenen Jahren betrachtet wird, nicht die gleiche Bedeutung haben, da ihre Biomasse unterschiedlich hoch ausfällt (vgl. zum Beispiel *Erkenia subaequiciliata* in den drei Jahren).

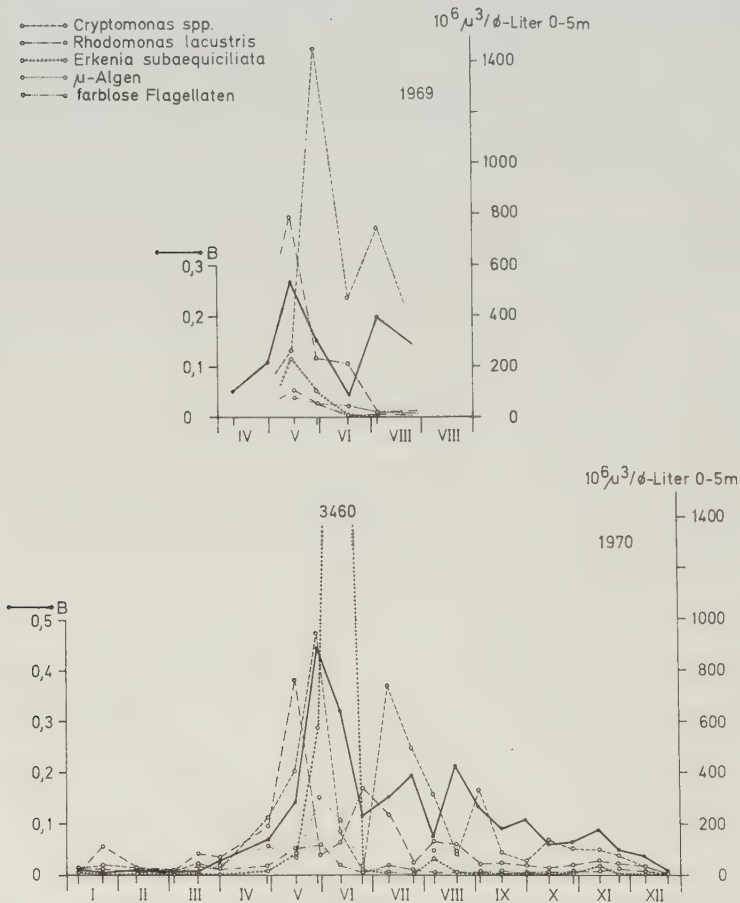


Abb. 36. Beziehungen zwischen der Reproduktionsrate (B) von *Keratella cochlearis* und Biomassen futtermäßig verdächtigter Algen und Algengruppen im Durchschnittsliter der Tiefenstufe 0–5 m in den Jahren 1969 und 1970.

Fig. 36. Reproduction rate (B) of *Keratella cochlearis* and nannoplankton and groups of nannoplankton biomass assumed to be food particles for this Rotifer species (relations in the average liter at a depth of 0 to 5 m in 1969 and 1970).

7.22 Korrelationsberechnungen

Der Vergleich der Biomassen- mit den Reproduktionsraten-Kurven macht deutlich, dass keine der drei Rädertierarten auf eine einzige Alge spezialisiert ist. Folgende Algen wurden nun in die Korrelationsanalyse einbezogen: *Cryptomonas* spp. (*C. ovata* und *C. marssonii*) = *Cr*, *Rhodomonas lacustris* = *Ro*, *Erkenia subaequiliata* = *Er*, μ -Algen (sie setzen sich hauptsächlich aus *Chlorella pyrenoidosa* und *Stichococcus* sp. zusammen) = μ A und farblose Flagellaten = *Fl*, die hier nur teilweise mitberücksichtigt wurden.

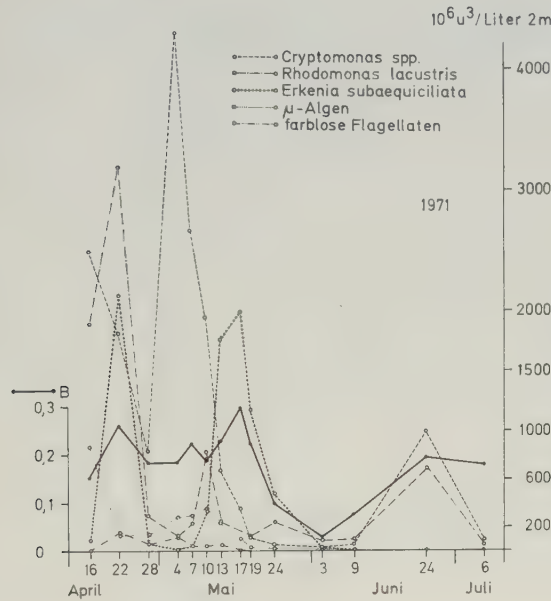


Abb. 37. Beziehungen zwischen der Reproduktionsrate (*B*) von *Keratella cochlearis* und Biomasse futterverdächtigter Algen und Algengruppen in 2 m Tiefe im Frühling bis Vorsommer 1971. Fig. 37. Reproduction rate (*B*) of *Keratella cochlearis* and biomass of nannoplankton and groups of nannoplankton assumed to be food particles for this Rotifer species (situation at a depth of 2 m in spring to early summer in 1971).

Die graphische Analyse erbrachte weiter, dass verschiedene Algen im zeitlichen Verlauf, je nach ihrem quantitativen Vorkommen im Plankton, neben- oder nacheinander als Nahrung dienen können. Es wurden deshalb nicht nur die Biomassen der einzelnen Algen (= Einzelgrößen), sondern auch die Biomassensummen aller möglichen Kombinationen (= Summengrößen) dieser Algen auf Korrelationen mit *B* der drei Brachioniden hin geprüft. Die Intensität des Zusammenhangs zwischen den Merkmalen *B* und den Einzel- bzw. Summengrößen wurde mit einem Computer errechnet. Um den vermehrungsbegrenzenden Einfluss der Temperatur weitgehend auszuschliessen, wurden nur Wertepaare aus Fängen berücksichtigt, die bei 9°C und mehr eingebracht wurden. 1969 und 1970 gelangten entsprechende Proben der Tiefenstufen 0–5 m und 5–11 m zur Auswertung (38 Wertepaare). In der Periode Frühling bis Vorsommer 1971 wurde nur die Tiefe 2 m berücksichtigt (14 Wertepaare). Ausser von Mitte bis Ende April wirkt sich in diesem Jahr die Temperatur kaum mehr auf die Reproduktionsraten der drei Rotatorienarten aus.

Tabelle 10. 1969, 1970: Rangskala der Korrelationskoeffizienten (r) zwischen der Reproduktionsrate (B) der drei Brachioniden und der Biomasse von Einzelgrößen (*Cryptomonas* spp. = Cr, *Rhodomonas lacustris* = Ro, *Erkenia subaequiciliata* = Er, μ -Algen = μA und farblose Flagellaten = Fl¹⁾) und Summengrößen (alle möglichen Kombinationen der Einzelgrößen); es wurden 38 Wertepaare aus den Tiefenstufen 0–5 m und 5–11 m einbezogen (Signifikanzniveau 2 α ; Werte in Klammern sind nicht signifikant).

Table 10. Scale of correlation coefficients (r) relating reproduction rates (B) of the three Brachionidae to the biomass of separate nanoplankton (*Cryptomonas* spp. = Cr, *Rhodomonas lacustris* = Ro, *Erkenia subaequiciliata* = Er, μ -algae = μA , colorless flagellates = Fl) and all possible combinations of nanoplankton; 38 pairs of values from depths of 0 to 5 m and 5 to 11 m in 1969 and 1970 were included in the analysis (level of significance 2 α ; coefficients in parentheses are not significant).

<i>K. cochlearis</i>			<i>K. quadrata</i>			<i>Kellicottia longispina</i>		
Rang r	2 α	Algenarten	Rang r	2 α	Algenarten	Rang r	2 α	Algenarten
1	0,715	Cr + Ro + Er + μA + Fl	1	0,595	μA	1	0,693	Fl
2	0,703	Cr + Ro + Er + μA	2	0,573	Er + μA	2	0,657	Ro + Er + μA
3	0,701	Fl	3	0,526	Ro + μA	3	0,635	Ro + Er
4	0,693	μA	4	0,490	Fl	4	0,626	Cr + Ro + Er + μA + Fl
5	0,680	Cr + Ro + Er	5	0,461	Cr + Ro + Er + μA + Fl	5	0,611	Cr + Ro + Er + μA + Fl
6	0,671	Cr + Er + μA	6	0,451	Cr + Ro + Er + μA	6	0,608	Er + μA
7	0,645	Cr + Er	7	0,422	Cr + Ro + Er	7	0,592	Cr + Ro + Er
8	0,618	Cr + Ro + μA	8	0,416	Ro + Er + μA	8	0,589	μA
9	0,586	Ro + Er + μA	9	0,408	Cr + Er + μA	9	0,582	Er
10	0,579	Ro + μA	10	0,396	Cr + Ro + μA	10	0,575	Cr + Er + μA
11	0,574	Cr + μA	11	0,379	Ro + Er	11	0,554	Cr + Er
12	0,548	Ro + Er	12	0,375	Cr + Er	12	0,530	Ro + μA
13	0,538	Cr + Ro	13	0,344	Ro	13	0,351	Ro
14	0,531	Er + μA	14	0,320	Cr + μA	14	0,312	Cr + Ro + μA
15	0,488	Er	15	0,318	Cr + Ro	15	(0,230)	Cr + Ro
16	0,457	Cr	16	0,313	Er	16	(0,219)	Cr + μA
17	0,361	Ro	17	(0,222)	Cr	17	(0,114)	Cr

¹⁾ Farblose Flagellaten sind nur als Einzelgrößen und Summengrößen mit den andern vier Algen bzw. Algengruppen in die Untersuchung einbezogen.

Tabelle 11. 1971; Rangskala der Korrelationskoeffizienten (r) zwischen der Reproduktionsrate (B) der drei Brachioniden und der Biomasse von Einzelgrößen (siehe Text zu Tab. 10) und Summengrößen (alle möglichen Kombinationen der Einzelgrößen); es wurden 14 Wertepaare der Tiefe 2 m einbezogen (Signifikanzniveau 2α ; Werte in Klammern sind nicht signifikant).

Table 11. Scale of correlation coefficients (r) relating reproduction rates (B) of the three Brachionidae to the biomass of separate nannoplankton (see text Table 10); 14 pairs of values from a depth of 2 m in 1971 were included in the analysis (level of significance 2α , coefficients in parentheses are not significant).

<i>K. cochlearis</i>			<i>K. quadrata</i>			<i>Kellicottia longispina</i>		
Rang r	2α	Algenarten	Rang r	2α	Algenarten	Rang r	2α	Algenarten
1	0,683	Er + μ A	1	0,692	Er + μ A	1	0,810	0,001 Er + μ A
2	0,660	Er	2	0,667	Er	2	0,740	0,01 Er
3	0,619	Cr + Er	3	0,665	Ro + Er	3	0,613	0,01 Ro + Er + μ A
4	0,561	Cr + Ro + Er	4	0,657	Ro + Er + μ A	4	0,595	0,05 Ro + Er
5	0,559	Ro + Er	5	0,605	Cr + Ro + Er	5	0,488	Cr + Er
6	0,553	Ro + Er + μ A	6	0,580	Cr + Er	6	0,482	Cr + Er + μ A
7	0,537	Cr + Ro + Er + μ A	7	0,579	Cr + Ro + Er + μ A	7	0,460	0,1 Cr + Ro + Er
8	0,536	Cr + Ro + Er + μ A + Fl	8	0,577	Cr + Ro + Er + μ A + Fl	8	0,458	Cr + Ro + Er + μ A
9	(0,377)	Fl	9	0,546	Cr + Er + μ A	9	0,454	Cr + Ro + Er + μ A + Fl
10	(0,354)	Cr + Er + μ A	10	0,451	Ro	10	(0,293)	Ro + μ A
11	(0,327)	Cr + Ro	11	0,428	Ro + μ A	11	(0,264)	Ro
12	(0,312)	Cr + Ro + μ A	12	(0,374)	Cr + Ro	12	(0,234)	μ A
13	(0,286)	Ro	13	(0,356)	Cr + Ro + μ A	13	(0,182)	Fl
14	(0,280)	Ro + μ A	14	(0,350)	Fl	14	(0,177)	Cr + Ro + μ A
15	(0,255)	Cr	15	(0,209)	Cr	15	(0,163)	Cr + Ro
16	(0,243)	Cr + μ A	16	(0,203)	Cr + μ A	16	(0,074)	Cr + μ A
17	(0,093)	μ A	17	(0,107)	μ A	17	(0,041)	Cr

Es war zu erwarten, dass B und die Einzel- sowie Summengrößen bei jeder Art miteinander korrelieren. Bei der Interpretation der Resultate geht es weniger um einen Vergleich der absoluten Werte der Korrelationskoeffizienten (r) als vielmehr um deren Unterschiede und Stellung in der Skala einer Rangordnung. Beim Vergleich der Koeffizienten ist aber auch das Signifikanzniveau zu berücksichtigen. Koeffizienten, die sich nicht signifikant von Null unterscheiden, sagen nichts über den Zusammenhang zwischen den Merkmalen aus.

Es geht vorerst um eine Auswertung der rechnerischen Resultate; von der Abschätzung des tatsächlichen Futterwertes der Algen für die einzelnen Rädertierarten soll noch abgesehen werden (vgl. 7.3). In den Tabellen 10 und 11 sind die Korrelationskoeffizienten für die Untersuchungsperiode 1969/70 und 1971 der Wertgrösse nach mit den entsprechenden Signifikanzniveaus aufgeführt. Die besten möglichen Korrelationen sind in Diagrammen in Abb. 38 (a–f) dargestellt. Es sind nur die im See wirklich *möglichen* Beziehungen aufgezeichnet; μ -Algen und farblose Flagellaten, die mit B von *K. quadrata* bzw. *Kellicottia* am besten korrelieren, können nicht als alleinige Nahrungspartikel in Frage kommen, da sie nicht über das ganze Jahr bzw. nicht in genügend grosser Biomasse vorhanden sind (vgl. Tab. 10).

Mit einer einfachen Vergleichsmethode wurde bei der Analyse der Korrelationskoeffizienten auf Grund der berechneten r die Bedeutung der Einzelgrößen als Futterpartikeln für die jeweilige Rotatorienart festgelegt. Die farblosen Flagellaten wurden nicht in die Analyse einbezogen. Bei jeder Rädertierart wurde für jede der vier getesteten Algenbiomassen festgestellt, ob sie als Summand in den Summengrößen der Zweier- und Dreierkombinationen und der Viererkombination zusammen mit den andern drei Algenarten auf den entsprechenden Korrelationskoeffizienten einen negativen oder positiven Einfluss hat, das heisst es wurde geprüft, ob bei ihrer Anwesenheit in den möglichen Summengrößen r kleiner oder grösser wird. Ausserdem gaben die Differenzen zwischen den Koeffizienten, manchmal auch die Summe dieser Differenzen, weitere Hinweise auf den potentiellen Futterwert der Alge. Dieses Verfahren ermöglicht zu prüfen, ob Einzelgrößen mit kleinem r als Futterpartikeln für eine Rädertierart weniger in Frage kommen, oder ob Einzelgrößen mit hohem r wirklich bevorzugte Nannoplankter sind. Es erlaubt auch, eine theoretische Präferenzreihenfolge für die jeweilige Rotatorienart festzulegen.

Ein Beispiel soll dies illustrieren: Es stellt sich auf Grund der r in Tabelle 10 die Frage, ob *Kellicottia Cryptomonas* spp., die am Ende der Skala stehen, nicht frisst:

$r_{B,Cryptomonas}$; 1969/70

$r_{B,X}$	$r_{B,Y}$	Diff. $r_{B,X} - r_{B,Y}$
$r_{B,Ro}$	$> r_{B,Ro} + Cr$	– 0,301
$r_{B,Er}$	$> r_{B,Er} + Cr$	– 0,029
$r_{B,\mu A}$	$> r_{B,\mu A} + Cr$	– 0,370
$r_{B,Ro + Er}$	$> r_{B,Ro + Er} + Cr$	– 0,043
$r_{B,Ro + \mu A}$	$> r_{B,Ro + \mu A} + Cr$	– 0,218
$r_{B,Er + \mu A}$	$> r_{B,Er + \mu A} + Cr$	– 0,033
$r_{B,Ro + Er + \mu A}$	$> r_{B,Ro + Er + \mu A} + Cr$	– 0,046

Cr wirkt sich in allen möglichen Kombinationen negativ aus. Es kann daraus geschlossen werden, dass *Cryptomonas* spp. von *Kellicottia* ungenügend oder gar nicht gefressen werden.

Oder es soll die Stellung von *Rhodomonas lacustris* in der Präferenzreihenfolge festgelegt werden:

r_{B, Rhodomonas}: 1969/70

<i>r_{B, X}</i>	<i>r_{B, Y}</i>	Diff. <i>r_{B, X} - r_{B, Y}</i>
<i>r_{B, Cr}</i>	< <i>r_{B, Cr + Ro}</i>	+ 0,116
<i>r_{B, Er}</i>	< <i>r_{B, Er + Ro}</i>	+ 0,053
<i>r_{B, μA}</i>	> <i>r_{B, μA + Ro}</i>	- 0,059
<i>r_{B, Cr + Er}</i>	< <i>r_{B, Cr + Er + Ro}</i>	+ 0,058
<i>r_{B, Cr + μA}</i>	< <i>r_{B, Cr + μA + Ro}</i>	+ 0,093
<i>r_{B, Er + μA}</i>	< <i>r_{B, Er + μA + Ro}</i>	+ 0,048
<i>r_{B, Cr + Er + μA}</i>	< <i>r_{B, Cr + Er + μA + Ro}</i>	+ 0,035

Dass **Ro** vor **Cr** steht, drückt sich darin aus, dass **Ro** nur eine Summengrösse negativ beeinflusst.

Es wird bei den einzelnen Rotatorienarten kurz auf die Resultate aus den Vergleichen der Korrelationskoeffizienten und die sich für die drei Arten ergebenden theoretischen Präferenzreihenfolgen eingegangen.

K. cochlearis: 1969/70 besteht mit Ausnahme von μA , die hier als bevorzugte Algengruppe herauskommt, zwischen *B* und den Summengrössen allgemein eine bessere Korrelation als zwischen *B* und den Einzelgrössen. *r* nimmt von den Einzelgrössen über die Zweier- und Dreierkombination, die Vierer- und schliesslich die Fünferkombination (Abb. 38d) zu. *Cr + Er* ist die günstigste Zweierkombination. Die theoretische Präferenzreihenfolge ist in dieser Untersuchungsperiode: μA , *Er*, *Cr*, *Ro*. 1971 präsentiert sich ein uneinheitlicheres Bild. Die Vergleichsmethode vermag keine systematischen Zusammenhänge aufzudecken. *Er* erweist sich als die bevorzugte Einzelgrösse. Zwischen $\mu A + Er$ und *B* ist der Zusammenhang allerdings stärker (Abb. 38a). In den ersten 8 Positionen von Tabelle 11, deren *r* alle signifikant von Null verschieden sind, finden sich wiederum alle getesteten Algen vertreten. Auch in dieser Periode ist die Zweierkombination *Cr + Er* günstig, während μA , im Gegensatz zu 1969/70, die schlechteste Einzelgrösse darstellt. Die theoretische Reihenfolge in der Aufnahme präsentiert sich 1971: *Er*, *Ro* bzw. *Cr*, μA .

K. quadrata: Im Vergleich mit *K. cochlearis* sind die Koeffizienten dieser Art 1969/70 kleiner. *Cr* kommt als Futteralgengruppe in beiden Untersuchungsperioden am schlechtesten an, während μA in dieser Periode als bevorzugte Einzelgrösse gilt. 1971 ist letztere Algengruppe nicht signifikant, weist aber zusammen mit *Er* den höchsten Koeffizienten auf. Auch 1969/70 ist dies die beste mögliche Kombination (Abb. 38b, e). Wie bei ihrer nahen Verwandten ist 1971 *Er* die bevorzugte Einzelgrösse.

Kellicottia longispina: Die Ergebnisse der Untersuchungsperiode 1971 bestätigen die Präferenzreihenfolge *Er*, μA , *Ro*, *Cr* der Periode 1969/70 (vgl. Beispiel oben) in jeder Beziehung. Wie bei den andern zwei Arten liegt die Zweierkombination *Er + μA* in bezug auf *B* an der Spitze der Rangskala (Abb. 38c). Diese Beziehung erreicht das höchste *r* aller errechneten Korrelationen bei den drei Arten (0,810). Der Test mit *Cr* erbringt wieder durchwegs negative, derjenige mit *Er* durchwegs positive Differenzen. Die beste mögliche Kombination 1969/70 ist *Ro + Er + μA* (Abb. 38f).

7.3 Diskussion

Bei der Interpretation der Resultate aus den Korrelationsberechnungen muss mit Vorsicht vorgegangen werden. EDMONDSON hat Mängel und Fehlermöglichkeiten der Methode ausführlich diskutiert ([6], S. 93ff. und S. 106f.). Es sei hier lediglich kurz auf seine Ausführungen zum Problem der Beziehung zwischen der Gesamtfutter-

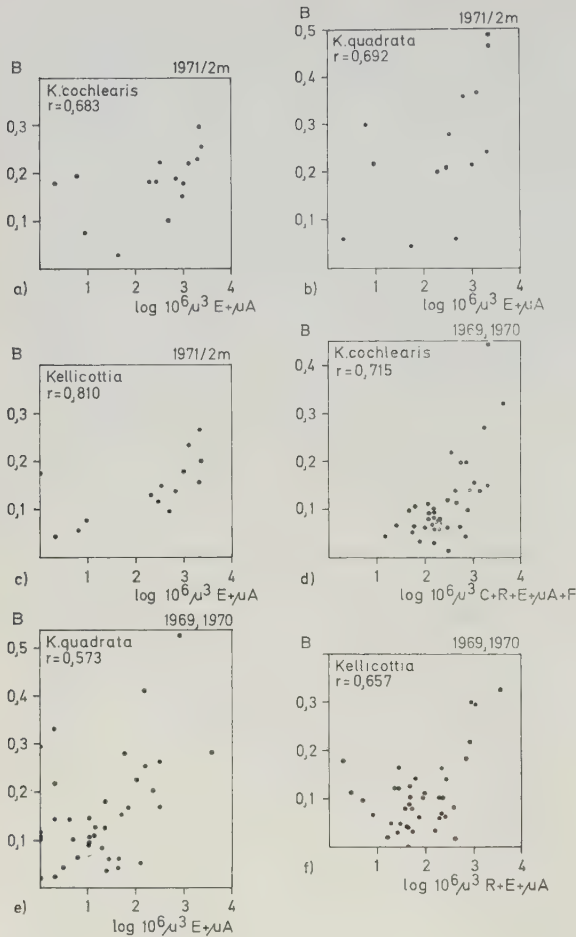


Abb. 38. Die Reproduktionsraten (B) der drei Brachioniden in Abhängigkeit der Logarithmen der Biomasse verschiedener Kombinationen von Algen und Algengruppen der Untersuchungsperiode 1969/70 (Tiefenstufe 0–5 m) und 1971 (2 m); beste mögliche Korrelationen (vgl. Tab. 10 und 11 sowie 7.22).
Fig. 38. Relation between the reproduction rates (B) of the three Brachionidae and the biomass of different combinations of algae and groups of algae in the investigation period 1969/70 (depth of 0 to 5 m) and 1971 (2 m). In the diagrams the best possible correlations are given (compare Tables 10 and 11).

menge und dem Teil, der den Rotatorien als Nahrung zukommt, hingewiesen. Die Futtermenge zu einem bestimmten Zeitpunkt, ausgedrückt als Algennass- oder Trockengewicht, ist nur ein unvollkommenes Mass für die Futtermenge, welche einem Rädertier tatsächlich zur Verfügung steht, denn die Biomasse ist nicht gleich der Produktion, und Unterschiede einer Algenpopulation zwischen zwei aufeinanderfolgenden Untersuchungen sind nur Bilanzwerte [10]. Die Zahl der von einem Rädertier aufgenommenen Futterpartikeln pro Zeiteinheit, welche für die Eiproduktion entscheidend ist, hängt von dessen Filtrierrate und dem Futterumsatz ab, also der Vermehrung der Futterpartikeln, zum Beispiel ausgedrückt als Zellteilungsrate. Für das Herausfinden von Nahrungsbeziehungen wäre es demnach sinnvoller, die Grösse B der Rotatorienart anstatt mit der Biomasse mit der Reproduktionsrate der einzelnen Futterpartikeln vergleichen zu können. Für jede Testalge müsste aber diese Rate bestimmt werden, was Experimente und populationsdynamische Untersuchungen erfordern würde. EDMONDSON [6] hat die Erhöhung der Futtermenge bei Be-

rücksichtigung des Algenumsatzes rechnerisch dargelegt. Er hat ausserdem darauf aufmerksam gemacht, dass die Eiproduktion vermutlich mit den Futterbedingungen, die einige Zeit vor dem Erscheinen der Eier herrschen, in Beziehung steht. Diese Tatsache wäre bei den Ergebnissen aus der Periode Frühling bis Vorsommer 1971, mit zeitlich enger Probenahme, zu berücksichtigen.

Im folgenden werden die Nahrungsbeziehungen der drei Rotatorienarten zu Nannoplanktonalgen diskutiert und mit der Literatur verglichen. Es muss darauf hingewiesen werden, dass die Resultate aus den Korrelationsberechnungen der Untersuchungsperiode 1971 verfälscht sein könnten. Der Temperaturrückgang vom 22. auf den 28. Mai ist vermutlich nicht nur für das Absinken von *B* der drei Rotatorienarten, sondern auch für den Rückgang der Algenproduktion verantwortlich. Dies wäre am ehesten bei *Erkenia subaequiciliata* zu erwarten, deren Temperatur-optimum von allen geprüften Algen am höchsten liegt. Auch im April und anfangs Mai könnte die Temperatur beide Grössen beeinflussen. Es wird damit 1971 mehr auf die Resultate aus der graphischen Auswertung Gewicht gelegt.

Keratella cochlearis: Die Art vermag vermutlich fast alle auf Korrelationen geprüfte Nannoplanktonalgen aufzunehmen. Es ist anzunehmen, dass die beiden *Cryptomonas*-Arten gefressen werden. Zwischen *B* von *K. cochlearis* und diesen Algen besteht ein intensiverer Zusammenhang als bei den andern zwei Brachioniden. Die experimentellen Befunde von POURRIOT [49] können damit bestätigt werden (vgl. 7.1). Von *C. ovata* werden vermutlich vor allem die grössenordnungsmässig passenden Teilungsstadien bevorzugt, während *C. marssonii*, als kleinere Alge, ganz verschlungen werden kann. Die zweite Art kommt übrigens nur im Frühling in grösserer Biomasse vor. *Cryptomonas* spp. müssen unter anderem 1969 für den weiteren Individuenanstieg des Rädertieres von Mitte bis Ende Mai verantwortlich sein (vgl. Abb. 25 und 36, sowie 5.3). 1970 bewirken sie vermutlich den Wiederanstieg von *B* und der Individuenzahl von *K. cochlearis* von Ende Juni bis anfangs Juli. Auch während der Sommerstagnation dieses Jahres kann *C. ovata* neben anderen Nahrungspartikeln als Futter zur Verfügung stehen (vgl. Abb. 35). EDMONDSON [6] hat zwischen *Cryptomonas* sp. und *K. cochlearis* keinen signifikanten Zusammenhang gefunden. Auch *Erkenia* kann als Nahrungspartikel dienen. Im Mai 1971 dürfte der Anstieg zum zweiten Höchstwert der Reproduktionsrate dieses Rädertiers am 17. Mai mit dieser Alge in Beziehung stehen (vgl. Abb. 29 und 37). Für den Wiederanstieg von *B* im Juni dieses Jahres kommen *Cryptomonas ovata* und *Rhodomonas lacustris* in Frage. Warum *K. cochlearis* ihre Populationsdichte 1970 von Ende Mai bis Mitte Juni nur noch schwach steigern kann, obwohl *Erkenia* in diesem Zeitabschnitt einen gewaltigen Biomassenanstieg verzeichnet, ist nicht zu erklären (vgl. Abb. 26 und 35). In der Literatur wird *K. cochlearis* oft zusammen mit Chrysophyceen erwähnt [50]. NAUWERCK [37] entdeckte im See Erken im Frühling einen engen Zusammenhang zwischen den Eiraten von *K. cochlearis* und *Erkenia*. EDMONDSON [6] ermittelte zwischen den Reproduktionsraten von *K. cochlearis* und *Chrysochromulina parva*, einer anderen Chrysomonade, die signifikanteste Beziehung von allen geprüften Algen überhaupt. *Rhodomonas lacustris* kommt als Futterpartikel ebenfalls in Frage. Seine Aufnahme konnte unter anderem direkt beobachtet werden (7.2). In der Literatur wird ein enger Zusammenhang zwischen diesem Rädertier und *Rhodo-*

monas minuta var. *nannoplanctica* beschrieben [6, 37]. Von den μ -Algen wird vermutlich nur *Stichococcus* sp. aufgenommen. *K. cochlearis* konnte mit *Chlorella pyrenoidosa* nicht gezüchtet werden [50]. EDMONDSON [6] fand einen negativen, wenn auch nicht signifikanten Einfluss dieser Grünalge auf *B* des Rädertiers, mit *Stichococcus* spp. hingegen einen signifikant positiven Zusammenhang. Die Gruppe der farblosen *Flagellaten* dient vermutlich ebenfalls als Nahrungsquelle. Auf Grund der graphischen Auswertung scheint es wenig wahrscheinlich, dass *K. cochlearis* im Sommer andere Grünalgen-Nannoplankter aufnimmt. Für den Aufbau des breiten Herbstmaximums können nicht nur Crypto- und Chrysophyceen sowie kokkale Grünalgen verantwortlich gemacht werden. Es ist wahrscheinlich, dass Detritus aus dem Abbau des Netzphytoplanktons und Bakterien die Algennahrung ergänzen.

Keratella quadrata: Die Ergebnisse aus den Korrelationsberechnungen zeigen, dass für *K. quadrata* μ -Algen und *Erkenia* die bevorzugten Futterpartikeln sind. Die zweite Alge bewirkt unter anderem den Wiederanstieg von *B* im Mai 1971 (vgl. Abb. 29 und 37). *Cryptomonas* spp. werden demgegenüber weniger gern aufgenommen. Dieser Befund wird teilweise durch die Zuchtversuche von POURRIOT [50] bestätigt. *Rhodomonas lacustris* wird gemäss den vorliegenden Untersuchungen besser aufgenommen als *Cryptomonas* spp. Neben allen getesteten Algen und Algengruppen kommen aber sicher auch einige Grünalgen-Nannoplankter in Frage, so unter anderem *Chlamydomonas* sp., mit dem das Rädertier gezüchtet werden konnte [50]. Das zweite Maximum der Rotatorienart im Untersuchungsjahr 1970 steht vermutlich mit der grossen Biomasse des Chlorophyceen-Nannoplanktons in Beziehung (Abb. 26 und 35). Auf Grund der vorliegenden Untersuchungen kann aber nicht eindeutig bestätigt werden, dass das Nahrungsspektrum von *K. quadrata* wirklich breiter ist als dasjenige von *K. cochlearis* (vgl. 7.1).

Kellicottia longispina: *Erkenia* scheint von allen getesteten Algen und Algengruppen für diese Rotatorienart den besten Futterwert zu besitzen. 1970 fallen *B*-Raten- und Individuenmaximum eindeutig mit der grössten Produktion dieses Nannoplankters zusammen (vgl. Abb. 26 und 35). Auch 1969 wird ein solcher Zusammenhang vermutet (Daten über das Phytoplankton liegen hier erst von Mitte Mai an vor). Im Mai 1971 kann nur *Erkenia* den massiven Anstieg der Reproduktionsrate auf einen zweiten Höchstwert bewirken (vgl. Abb. 29 und 37). *Cryptomonas* spp. hingegen wird auf Grund der Resultate aus den Korrelationsberechnungen schlecht aufgenommen. POURRIOT [50] konnte das Rädertier mit *Cryptomonas* sp. zwar züchten, er fand unter anderem auch braune Chloroplasten im Magen, stellte aber nur eine geringe Vermehrung fest und konnte die Zucht nicht länger als einen Monat aufrechterhalten. Chrysophyceen sind nach den Angaben in der Literatur (vgl. 7.1) für *Kellicottia* bevorzugte Futteralgen. EDMONDSON [6] hat zwischen dem Rädertier und *Chrysochromulina parva* ebenfalls einen signifikanten Zusammenhang gefunden. Wieweit das Rädertier *Rhodomonas lacustris* und μ -Algen als Futterpartikeln berücksichtigt, kann nicht eindeutig beurteilt werden.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass die Literaturbefunde (7.1) weitgehend mit den Ergebnissen der Untersuchungen am Sempachersee übereinstimmen. Crypto- und Chrysophyceen sowie μ -Algen und einige Chlorophyceen-Nannoplankter stellen für die drei Brachioniden die wichtigste Algennahrung dar. Es muss aber darauf hingewiesen werden, dass auch Detritus und Bakterien als

Nahrungsquellen in Frage kommen. EDMONDSON [6] hat bei *K. cochlearis* und *Kellicottia* allerdings keine Beziehung zu Bakterien gefunden.

Anschliessend an die Untersuchungen im Freiland müssten Fütterungsexperimente durchgeführt werden. Es wäre vor allem wünschenswert, den Futterwert von Chrysophyceen zu testen. *Erkenia* zum Beispiel scheint im Sempachersee für die drei Brachioniden eine der bevorzugten Futteralgen zu sein.

8. Schlussdiskussion

Die ständig wachsende Nährstoffzufuhr bewirkte im Sempachersee eine in den letzten Jahrzehnten gesteigerte Primärproduktion, was Sichttiefenvergleiche und Untersuchungen am Sediment bestätigen ([23, 47, 73], vgl. 6.3). Die Folge der gesteigerten Algenproduktion war unter anderem eine quantitative Zunahme des Rotatorienplanktons.

Es präsentiert sich heute folgendes Bild: Die Rotatoriengesellschaft ist während des Jahres im Frühling und Vorsommer am dichtesten. Zwischen 0 m und 11 m Tiefe waren Ende Mai 1969 im Durchschnitt 5750, 1970 8960 Individuen im Liter vorhanden. Im ersten Jahr hielten sich zu diesem Zeitpunkt 71%, im zweiten gar 99% aller Rotatorien unter 1 dm² in diesen Tiefenstufen auf. Nicht weniger als 10 der 17 ins Gewicht fallenden Arten kamen in dieser Periode zu Maxima, darunter alle sechs Perennierenden, die drei Winterformen und *Conochilus unicornis* als Frühlingsform (vgl. Abb. 22). Es kann daraus geschlossen werden, dass diese Rädertiere in dieser Zeitspanne eine optimale Nahrungssituation vorfinden. In der Zeit von Mitte Mai bis Mitte Juni 1970, in der unter anderem die höchsten Reproduktionsraten der drei wichtigsten Brachioniden des Sees gemessen wurden (vgl. Abb. 26) bzw. die exponentiellen Wachstumsphasen der 10 Arten liegen, beträgt der biomassenmässige Anteil des Nannoplanktons am Gesamtphytoplankton zwischen 0 m und 17 m durchschnittlich 85% (Abb. 33). Dieses Nannoplankton besteht zu 72% aus Crypto- und Chrysophyceen. Es handelt sich dabei um Algen, die von den herbivoren Rotatorienarten direkt als Nahrung aufgenommen werden können ([50], 7.1). Nur 17% der Nannoplankter können von ihnen schlecht oder gar nicht verwertet werden (Conjugaten, Diatomeen und Peridineen). Vergleichsweise liegt die Nahrungssituation Mitte Mai 1969 ähnlich: Der Anteil des Nannoplanktons am Gesamtphytoplankton beträgt 73%, wobei Crypto- und Chrysophyceen 65% davon bestreiten, während 26% wiederum aus nichtverwertbaren Formen bestehen. Die zwei Flagellatengruppen scheinen zusammen mit den μ -Algen als Nahrung für 7 von 10 am Frühlingshöchstwert beteiligte Rädertierarten (vier Brachioniden, vgl. 7.3, drei Synchaetiden) von besonderer Bedeutung zu sein. Der in dieser Periode anfallende Detritus muss für *Filinia terminalis* und *Conochilus unicornis* von besonderer Qualität sein, kommen doch die beiden Arten zumindest gesichert für 1970 nur im Mai bis Juni zu einem ausgeprägten Jahresmaximum. Der Räuber *Asplanchna priodonta* schliesslich profitiert vom zahlreichen Vorkommen anderer Rädertierarten (*Keratella cochlearis*, *K. quadrata*; Abb. 31, vgl. 5.23). Die Rotatorienproduktion ist aber auch während der Sommerstagnation bemerkenswert. Es fällt vor allem *Keratella cochlearis* ins Gewicht. Als wichtigste Form des Sees überhaupt bestreitet sie im Jahresdurchschnitt die Hälfte der Rädertierproduktion (vgl. 4.34). Die relativ hohen Maxima der Som-

merformen und besonders das zeitweilige massenhafte Auftreten bestimmter Arten (z.B. *Pompholyx sulcata* 1969, Abb. 19) deuten auf eutrophe Bedingungen im Epilimnion hin. Dass wichtige perennierende Arten, wie *Keratella cochlearis* und *Kellicottia longispina*, im Sommer und Herbst nicht mehr auf eine mit der Frühling- und Vossommersituation vergleichbare Dichte kommen, hängt mit den stark veränderten Lebensbedingungen während der Stagnationsperiode zusammen.

Der Hauptgrund für die starke Individuenzunahme der Rädertiere, die am Beispiel von *Asplanchna priodonta* aufgezeigt wurde (vgl. 4.4), ist in den im Vergleich zu früher stark verbesserten Futterbedingungen im Frühling und Vossommer zu suchen. Die qualitativen Veränderungen im Rotatorienplankton manifestierten sich zuerst in einer Artenzunahme, später in einer Artenverschiebung (vgl. 4.4). Beide Entwicklungen dürften eng mit den sich im Laufe der Zeit ändernden Umweltbedingungen, bedingt durch den fortschreitenden Eutrophierungsprozess, zusammenhängen. Die Artenzunahme seit der Jahrhundertwende ist die logische Folge eines zunehmend breiteren Futterspektrums, das neuen Arten Lebensmöglichkeiten erschloss. Die Artenverschiebung seit den fünfziger Jahren jedoch muss vorwiegend mit einer Änderung verschiedener Umweltfaktoren im Epilimnion in Beziehung stehen, denn bei den heute fehlenden bzw. neu hinzugekommenen Rotatorienarten handelt es sich mit Ausnahme der perennierenden *Keratella quadrata* um dort lebende Sommerformen.

Das Epilimnion hat sich in den letzten zwei Jahrzehnten einmal in bezug auf das Futterangebot verändert, indem heute neben mehr Nannoplankton vor allem mehr Detritus und Bakterien aus dem Abbau des stark angewachsenen Netzphytoplanktons vorhanden sind. Durch die erhöhte Produktions- und Abbauintensität ist mit einer gegenüber früher veränderten chemisch-physikalischen Situation zu rechnen. Einen selektiven Einfluss auf die Rädertierfauna dürften veränderte Licht- und Sauerstoffbedingungen sowie eine pH-Verschiebung mit sich gebracht haben. Aber auch biotische Faktoren, wie interspezifische Konkurrenz und Räubereinfluss, wirken sich heute stärker aus.

Neben den Rotatorien hat in den letzten Jahrzehnten auch das Crustaceenplankton arten-, vor allem aber individuenmässig zugenommen. Nach GROBE und LACOSTE [23] entsprach die Individuenzunahme von März bis Juni 1950 etwa einer Verdreifachung, während sich die Plankterzahl 1969 in der gleichen Periode um das Siebenfache steigerte. Die Mehrproduktion seit den fünfziger Jahren erfolgte aber nicht bei allen Arten gleichmässig. Zugenommen haben vor allem Daphnien und Bosminen, die sich heute zur warmen Jahreszeit in den Oberflächenschichten explosionsartig vermehren. 1969 findet sich der Individuenhöchstwert von *Bosmina* sp. Mitte Juni nach den Maxima der Rotatorien. JAUSSE [31] fand bei Daphnien und Bosminen 1972 (März bis August) ein rund viermal grösseres Saisonmittel als 1949 und 1950. Neben den Kleinfiltrierern unter den Crustaceen haben in den letzten 10 Jahren auch die räuberischen Cyclopiden an Bedeutung gewonnen. *Cyclops vicinus*, der vor 1964 im Plankton fehlte, ist heute eine dominierende Form. Gegenüber früher steigerte sich aber die Individuenzahl vorwiegend herbivorer Crustaceen wie *Eudiaptomus gracilis* weniger stark.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass durch die gesteigerte Primärproduktion vor allem Rotatorien (vorwiegend herbivore Arten und Detritusfresser),

aber auch Daphnien und Bosminen im Sempachersee stark zugenommen haben. Zudem vergrösserte sich der Anteil der Räuber (*Cyclops vicinus*, *Asplanchna priodonta*) am Gesamtzooplankton. Sie finden heute eine bessere Beutesituation vor.

Die Tatsache der quantitativen Zunahme des Zooplanktons im Sempachersee, besonders aber der qualitativen Verschiebung innerhalb der Zooplanktongesellschaft durch den Eutrophierungsprozess, wird in der Literatur bestätigt. GLIWICZ [17-19] führte Futterstudien am pelagischen Zooplankton polnischer Seen verschiedenen Trophiegrades durch. Er fand, dass sich die Zooplanktongemeinschaft mit zunehmender Eutrophierung zugunsten der Sedimentatoren (Rotatorien) und Feinfiltrierer (Daphnien und Bosminen) verändert, was Hand in Hand mit einer gesteigerten Primärproduktion einhergeht. Mit zunehmendem Trophiegrad eines Sees (oligotroph zu eutroph) wird in erster Linie die Netzphytoplankton-Produktion gesteigert, während diejenige des Nannoplanktons ebenfalls zunimmt, dessen Anteil an der totalen Primärproduktion jedoch zurückgeht ([16, 41], vgl. 6.3). Der Autor kommt auf Grund von Experimenten (Messung der Futterselektivität bei verschiedenen Zooplanktern) zum Schluss, dass mit dem Eutrophierungsprozess als wichtigste Nahrungsquelle für die in ihrer Zusammensetzung veränderte Zooplanktongemeinschaft Bakterien und Feindetritus in den Vordergrund rücken. Auch HILLBRICHT-ILKOWSKA et al. [27] bestätigen diesen Befund. Sie zeigten unter anderem die Zunahme der Nettoproduktion des pelagischen Zooplanktons (Crustaceen und Rotatorien) in einem eutrophen, im Vergleich zu einem mesotrophen See auf. Die jährliche Nettoproduktion an Rotatorien (ausgedrückt in Gramm Frischgewicht unter 1 m² Seeoberfläche) betrug im mesotrophen See bloss 42% derjenigen des eutrophen Gewässers. Der Unterschied zwischen den beiden Seetypen war bei den Rotatorien ausgeprägter als bei den Crustaceen.

Im Sempachersee liegen die Verhältnisse in bezug auf die Nahrung der Rotatorien anders. Es wird aufgezeigt, dass das Gesamtphytoplankton im Frühling bis Vor sommer praktisch ausschliesslich aus Nannoplankton besteht (vgl. Abb. 33). Die eindruckliche Dominanz der Crypto- und Chrysophyceen zur Zeit der intensivsten Rotatorienproduktion des Jahres (vgl. Abb. 23) macht für die Rädertiere Nannoplanktonalgen zur wichtigsten Nahrungsquelle. Dass sich die Rotatorien aus dem Abbau dieser Nannoplanktonalgen ernähren, ist unwahrscheinlich. Die Zeiten der grössten Vermehrung der drei Brachioniden zum Beispiel liegen vorwiegend zur Zeit der exponentiellen Entwicklungsphasen der Nannoplanktonalgen. Während der positiven Entwicklung von Algenpopulationen sind aber die Verluste durch absterbende Zellen gering, und es fällt entsprechend wenig Detritus an. Ausserdem fallen mit dem Zusammenbruch der Populationen der Nannoplankter auch diejenigen der Rotatorien zusammen. Dieser Sachverhalt schliesst allerdings nicht völlig aus, dass unter anderem auch Feindetritus aus dem Abbau des Nannoplanktons aufgenommen werden kann. Schliesslich beweisen die Fütterungsexperimente von POURRIOT [49, 50], dass Crypto- und Chrysophyceen sowie μ -Algen von den im Frühling bis Vor sommer im Sempachersee das Planktonbild beherrschenden Rädertierarten (*Keratella cochlearis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta pectinata*, *Kellicottia longispina* und *Keratella quadrata*) gefressen werden. Während der Sommerstagnation, in der vorwiegend Netzphytoplankton vorliegt, finden sich vergleichsweise viel weniger Rädertiere vor. Allerdings dürften hier für die dominierende *Keratella*

cochlearis und einige Sommerformen vermehrt Detritus und Bakterien als Nahrung dienen.

Die Ergebnisse dieser Arbeit weisen darauf hin, dass sich der Eutrophierungsprozess im Sempachersee in den letzten Jahrzehnten stark beschleunigt hat. Dies wird unter anderem aus der gesteigerten Produktion an Zooplankton, darunter vor allem derjenigen der Rotatorien, offensichtlich.

Es bleibt zu hoffen, dass die Kläranlage Sempach, die seit März 1972 in Betrieb steht, ihren Teil zur Begrenzung der Nährstoffzufuhr zu diesem See beitragen kann.

9. Zusammenfassung

Die pelagischen Rotatorien des Sempachersees wurden in den Jahren 1969–1971 qualitativ und quantitativ untersucht (Artenliste: S. 215f, Verteilung der Arten: Abb. 6–21, Tab. 3 und 4). Es wurden ausserdem einige physikalische und chemische Grössen bestimmt (Temperatur, Sichttiefe, Sauerstoff, pH und SBV). An *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* und *Kellicottia longispina* wurden Untersuchungen über die Populationsdynamik und über Nahrungsbeziehungen zu Nannoplanktonalgen durchgeführt; zu diesem Zweck wurde auch das Phytoplankton des Sees bearbeitet (Artenliste: Tab. 7, Biomasse: Abb. 33).

Die Gesamtrötorienproduktion (Produktion verstanden als Anzahl Individuen pro Volumeneinheit) war während des Jahres von Frühling bis Vorsommer am stärksten. 1969 fanden sich maximal 0,86, 1970 0,92 Mio. Tiere unter 1 dm² (Abb. 23). Mit Ausnahme von *Conochilus unicornis*, *Keratella hiemalis* und *Filinia terminalis* lagen die Populationsschwerpunkte der Arten während dieser Jahreszeit in der Tiefenstufe 0–5 m. Im Vergleich mit den jeweiligen Jahreshöchstwerten war die auf das Epilimnion beschränkte Sommerproduktion gering. *Keratella cochlearis* stellte die wichtigste Form im Rotatorienplankton dar. Sie bestritt 1969 wie 1970 durchschnittlich rund 50% der Gesamtrötorienzahl. *Polyarthra dolichoptera* erreichte im Mai 1970 mit 8950 Individuen den grössten gemessenen Literwert.

Keratella quadrata zeigte die höchsten, nach der «Egg-ratio»-Methode von EDMONDSON [6] errechneten Reproduktionsraten (*B*), *Kellicottia* die niedrigsten. Die höchsten *B*-Werte fanden sich bei allen drei Arten im Frühling (Abb. 25, 26, 29). Bei *K. cochlearis* wurde im Mai 1970 eine hohe Rate von 0,44 Eiern/♀ je Tag festgestellt. Während der Sommerstagnation zeigte nur diese Art (bei geringem *B*) eine hohe Populationsdichte. In 5–11 m war die Reproduktion bei allen drei Arten gering (Abb. 27). Die untere Grenze des Temperaturbereichs der stärksten Vermehrung lag bei *Kellicottia* am tiefsten, bei *K. quadrata* am höchsten. Die unterschiedlichen Individuenhöchstwerte im Frühling bis Vorsommer sowie die zeitliche Lage von *B* zu den exponentiellen Wachstumsphasen lassen auf Unterschiede in den Lebensdaten der drei Arten schliessen; diese liegen nicht nur in den ungleichen Eientwicklungszeiten begründet. Auf Grund der unterschiedlichen räumlichen Lage von Vermehrungsschwerpunkt (in 2 m) und Populationsschwerpunkt (in 5 m) musste *Kellicottia* tägliche Vertikalwanderungen durchführen. Zwischen *Asplanchna priodonta* und den beiden Keratellen wurde im Frühling 1971 eine Räuber-Beute-Beziehung gefunden (Abb. 31).

Das erste Biomassenmaximum des Phytoplanktons im Frühling bis Vorsommer 1970 bestritten zu 88% Nannoplanktonalgen (Mitte Mai zu 100%). Diese bestanden von Ende April bis Mitte Juni zu 70% aus Crypto- und Chrysophyceen. Ende September war der Prozentanteil des Netzplanktons mit 92% am höchsten (Abb. 33). Während der Sommerstagnation dominierten hauptsächlich Peridineen. Die Biomassenanteile von Netz- und Nannoplankton am Gesamtphytoplankton waren ausgeglichen.

Ein Vergleich der Reproduktionsraten der drei näher untersuchten Brachioniden mit Biomassenwerten futterverdächtigter Algen und Algengruppen ergab, dass Vertreter der Crypto- und Chrysophyceen sowie μ -Algen als Nahrungspartikeln in Frage kommen (Abb. 36–38). Detritus und Bakterien wurden nicht in die Untersuchungen einbezogen. *Erkenia subaequiciliata* scheint im Frühling für die drei Arten eine der wichtigsten Futteralgen zu sein. Nur bei *K. cochlearis* bestand zu *Cryptomonas* spp. eine engere Beziehung. *K. quadrata* nimmt vermutlich auch Chlorophyceen-Nannoplankton auf.

Die Rotatorienfauna hat seit der Jahrhundertwende im Eutrophierungsprozess des Sempachersees an Arten zugenommen. Im Vergleich mit den fünfziger Jahren erfolgte eine starke Individuenzunahme, verbunden mit einer Artenverschiebung. In den letzten 20 Jahren finden sich auf eutrophe Bedingungen hinweisende Arten vor (Indikatororganismen).

Diese Arbeit entstand auf Anregung und unter der Leitung meines verehrten Lehrers, Prof. Dr. R. Geigy, dem ich für die Unterstützung, besonders auch in materieller Hinsicht, herzlich danken möchte. Ich verdanke ihm unter anderem den Arbeitsplatz am Schweizerischen Tropeninstitut, die Überlassung und Neuanschaffung von Apparaten und Geräten zur Ausführung der Feld- und Laborarbeiten sowie Arbeits- und Übernachtungsmöglichkeiten in seinem Haus am Sempachersee. Prof. Dr. H. J. Elster danke ich für die Anregungen und Ideen, die ich während Diskussionen über meine Arbeit von ihm erhielt. Frau Dr. D. Grobe bin ich für ihre ständige Bereitschaft zur Mithilfe zu Dank verpflichtet. Frau Dr. M. Bosli-Pavoni, die mich an der EAWAG (vormals Zürich, heute Dübendorf) in Formenkenntnis, Aufarbeitung und Bearbeitung des Phytoplanktons einführte, sei für alle ihre Bemühungen vielmals gedankt. Dr. M. Wall (Firma La Roche, Basel) bin ich für die Hilfe bei der statistischen Auswertung zu Dank verpflichtet. Meinem Freund Dr. Ch. Imboden danke ich für viele Anregungen und Hinweise in wertvollen Diskussionen. Meiner Frau Marianne schliesslich schulde ich einen ganz besonderen Dank für das Verständnis, die Geduld und jegliche Unterstützung, die sie meiner Arbeit entgegenbrachte.

Die Arbeit wurde mit der finanziellen Hilfe der «Stiftung der Wirtschaft zur Förderung des Gewässerschutzes in der Schweiz» ausgeführt.

SUMMARY

The pelagic Rotifers of the lake of Sempach (mean depth 46 m, lake surface 14.4 km², greatest depth 86.5 m) were investigated qualitatively and quantitatively from 1969 to 1971 (list of species: p. 216, distribution of species: Fig. 6–21, Tables 3 and 4). In addition, temperature, secchi depth, oxygen, pH and alkalinity were measured. Studies of *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* and *Kellicottia longispina* population dynamics and their food relations to nannoplankton algae were made. Phytoplankton was also examined to this end (list of species: Table 7, biomass: Fig. 33). From spring until early summer, rotifer reproduction was greatest. In 1969 there were peaks of 0.86, and in 1970 0.92 million individuals below 1 dm² (Fig. 23). With the exception of *Conochilus unicornis*, *Keratella hiemalis* and *Filinia terminalis* population concentrations were highest at a depth of 0 to 5 m during this season. During summer stratification, total rotifer production in the

epilimnion was small compared with the respective yearly peaks. *Keratella cochlearis* is the most important rotifer plankton species of the Sempachersee. During 1969 and 1970 this species made up on an average of 50% of the total number of rotifers. *Polyarthra dolichoptera* showed the highest value for the whole investigation period with 8950 individuals per liter.

Using the egg ration method of EDMONDSON [6], *Keratella quadrata* showed the highest reproductive rate (B) and *Kellicottia* the lowest. The highest reproductive rates of these three species were found in spring at a depth of 0 to 5 m. In May 1970 a high B value of 0.44 eggs per female and day was measured for *K. cochlearis*. During summer stratification only this species had a great population density (with low B value). At a depth of 5 to 11 m all three species had a low reproduction rate (Fig. 27). The lower limit of the temperature range during most intense reproduction was the lowest for *Kellicottia* and the highest for *K. quadrata*. The different peaks in the number of individuals from spring to early summer, and the time factor of B and the periods of exponential growth in relation to each other lead to the conclusion that there are differences in the life data of the three Brachionidae (Fig. 25, 26, 29 and 30); these cannot be attributed to the different egg incubation periods noted for the three species. Owing to the different reproduction centers (2 m) and population concentrations (5 m) *Kellicottia* made daily vertical migrations. In the spring of 1971 a predator-prey-relation between *Asplanchna priodonta* and the two *Keratellae* was found.

From spring to early summer, 88% of the first biomass peak for phytoplankton consisted of nanoplankton (middle of May: 100%). From the end of April until the middle of June 70% are Cryptophyceae and Chrysophyceae. At the end of September the net plankton had its peak with 92% (Fig. 33). During summer stratification Peridinea dominated. The proportion of netplankton and nanoplankton to the total biomass of phytoplankton is approximately equal.

The reproduction rates of the three Brachionidae were compared with the biomass of different nanoplankters and nanoplankton groups assumed to be food particles for these rotifers. The results showed that in this respect representatives of Cryptophyceae and Chrysophyceae and μ -algae have to be considered. Detritus and bacteria were not included in this examination (Fig. 36–38). In spring *Erkenia subaequiciliata* seems to be the most important algal nourishment for the three species. Only *K. cochlearis* seemed to be more closely related to *Cryptomonas* spp. *K. quadrata* presumably consumes Chlorophyceae nanoplankton too.

Since the turn of the century, the process of eutrophication has lead to an increase in the rotifer fauna species of the Sempachersee. Compared with the 1950s an increase in the number of individuals, combined with a shift in species has taken place. Since the last 20 years rotifer species indicative of eutrophic conditions have developed.

RÉSUMÉ

De 1969 à 1971, des recherches furent effectuées dans le lac de Sempach pour déterminer la qualité et le nombre des Rotifères pélagiques (liste des espèces: p. 216, répartition des espèces: fig. 6–21, tableaux 3 et 4). De plus, on fixa quelques données d'ordre physique et chimique (la température, la transparence de l'eau, l'oxygène, pH et l'alcalinité). On étudia spécialement le dynamisme de population des *Keratella cochlearis*, des *K. quadrata* et des *Kellicottia longispina*, ainsi que leurs rapports de nutrition avec les algues de nanoplankton; à cet effet, on traita également le phytoplankton du lac (liste des espèces: tableau 7, biomasse: fig. 33).

Durant l'année, la production totale de Rotifères atteignit son maximum du printemps jusqu'au début de l'été (cette production signifiait nombre d'individus par unité de volume). En 1969 on observa jusqu'à 0,86 mio. d'animaux par dm^3 (fig. 23), en 1970, 0,92 mio. Exception faite des *Conochilus unicornis*, des *Keratella hiemalis* et des *Filinia terminalis*, les centres de population des espèces se trouvaient, à cette saison, à une profondeur de 0 à 5 m. Comparée aux valeurs maxima respectives de l'année, la production de l'été, limitée à l'épilimnion, fut minime. Dans le plankton des Rotifères, *Keratella cochlearis* représentait la forme la plus importante. En 1969 comme en 1970, elle atteignit en moyenne environ les 50% du nombre total des Rotifères. Au mois de mai 1970, on compta jusqu'à 8950 *Polyarthra dolichoptera* par litre.

Le taux de reproduction (B), calculé par la méthode «egg ratio» d'EDMONDSON [6], fut le plus élevé pour *Keratella quadrata* et le plus bas pour *Kellicottia*. Les valeurs B furent les plus importantes pour toutes les trois espèces au printemps (fig. 25, 26, 29). En mai 1970 on observa un taux élevé de 0,44 œufs par femelle et par jour chez les *K. cochlearis*.

Durant la période de stagnation de l'été cette espèce seulement (avec peu de B) montra une forte densité de population. Pour les trois espèces, la reproduction fut insignifiante à une profondeur de 5 à 11 m (fig. 27). La limite inférieure de la température lors de la reproduction la plus intense fut la plus basse pour les *Kellicottia* et la plus élevée pour les *K. quadrata*. Les diverses valeurs maxima des individus au printemps jusqu'au début de l'été, la période fixée pour B , et les phases de croissance exponentielles, les unes par rapport aux autres, permettent de conclure qu'il existe des différences dans les données de vie des trois espèces; celles-ci ne sont pas uniquement fondées sur la durée inégale de l'incubation de l'œuf. Parce que le centre de la reproduction (à 2 m) n'est pas à la même profondeur comme le centre de la population (à 5 m) *Kellicottia* devait se déplacer verticalement chaque jour. On découvrit au printemps 1971 des rapports des rapports de «voleur-à-victime» entre *Asplanchna priodonta* et les deux *Keratella* (fig. 31).

Du printemps jusqu'au début de l'été 1970 les algues du nanoplancton formèrent 88% du premier maximum de la biomasse du phytoplancton (à mi-mai, 100%). De fin avril jusqu'au mi-juin, ces algues se composaient pour 70% de Cryptophyceae et de Chrysophyceae. A la fin de septembre, avec un pourcentage de 92%, la part du plancton à filet avait atteint son maximum (fig. 33.). Pendant la période de stagnation de l'été, les Peridinaea dominèrent principalement. Le phytoplancton, pris dans son ensemble, était formé à parts égales, de biomasse de plancton à filet et de nanoplancton.

En comparant les taux de reproduction de trois Brachionidae, examinées de plus près, avec les valeurs de la biomasse d'algues et de groupes d'algues qui pourraient servir de nourriture, on a pu en déduire que des représentants des Cryptophyceae et des Chrysophyceae, ainsi que des μ -algues, entrent en ligne de compte comme parcelles de nourriture (fig. 36–38). Des détritus et des bactéries n'ont pas été inclus dans les recherches. *Erkenia subaequiciliata* semble être, au printemps, une des algues nutritives les plus importantes pour les trois espèces. Une relation étroite existait uniquement entre *K. cochlearis* et *Cryptomonas* spp. *K. quadrata* absorbe probablement aussi du nanoplancton de Chlorophyceae.

Depuis le début du siècle, avec l'eutrophisation du lac de Sempach, les espèces de la faune des Rotifères ont augmenté. Comparé aux années cinquante, il y eut une augmentation forte des individus, liée à un décalage des espèces. Au cours des 20 dernières années on a trouvé des espèces qui laissent sous-entendre des conditions eutrophes (organismes indicateurs).

LITERATURVERZEICHNIS

- [1] CARLIN, B., *Die Planktonrotatorien des Motalaström*, Medd. Lunds Univ. Limn. Inst. 5 (1943).
- [2] DU BOIS, A. M., und GEIGY, R., *Beiträge zur Ökologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von Sialis lutaria L.*, Rev. suisse Zool. 42, 169–248 (1935).
- [3] EDMONDSON, W. T., *Reproductive Rates of Rotifers in Natural Populations*, Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 12, 21–77 (1960).
- [4] EDMONDSON, W. T., *Food Supply and Reproduction of Zooplankton in Relation to Phytoplankton Population*, Cons. Explor. Mer. Rapp. Proc. Verb 153, 137–141 (1962).
- [5] EDMONDSON, W. T., *The Rate of Egg Production by Rotifers and Copepods in Natural Populations as Controlled by Food and Temperature*, Verh. int. Ver. Limnol. 15, 673–675 (1964).
- [6] EDMONDSON, W. T., *Reproductive Rate of Planktonic Rotifers as Related to Food and Temperature in Nature*, Ecol. Monogr. 35 (1), 61–111 (1965).
- [7] ELSTER, H. J., *Über die Populationsdynamik von Eudiaptomus gracilis Sars und Heterocope borealis Fischer im Bodensee-Obersee*, Arch. Hydrobiol. Suppl. 20, Falkau Schr. 1, 546–614 (1954).
- [8] ELSTER, H. J., *Zur Methodik der Planktonforschung*, Pubbl. Staz. zool. Napoli 28, 250–254 (1956).

- [9] ELSTER, H. J., *Zum Problem der quantitativen Methoden in der Zooplanktonforschung*, Verh. int. Ver. Limnol. 13, 961–973 (1958).
- [10] ELSTER, H. J., *Die Stoffwechseldynamik der Binnengewässer*, Verh. Dt. Zool. Ges. Suppl. Bd. 27, 335–385 (1964).
- [11] FOTT, B., *Algenkunde*, 2. Aufl. (Gustav-Fischer-Verlag, Stuttgart 1971), S. 581.
- [12] GÄCHTER, R., *Phosphorhaushalt und planktische Primärproduktion im Vierwaldstättersee (Horwer Bucht)*, Schweiz. Z. Hydrol. 30, 1–66 (1968).
- [13] GEIGY, R., und GROBE, D., *Verteilung des Zooplanktons im Sempachersee zu verschiedenen Jahreszeiten (1948–1950)*, Rev. suisse Zool. 57, 533–542 (1950).
- [14] GEITLER, L., *Cyanophyceae, Rabenhorst's Kryptogamenflora*, Bd. 14 (Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig 1932), S. 1092.
- [15] GILBERT, J. J., *Asplanchna and Postero-Lateral Spine Production in Brachionus calyciflorus*, Arch. Hydrobiol. 64, 1–62 (1968).
- [16] GLIWICZ, Z. M., *The Contribution of Nannoplankton in Pelagic Primary Production in some Lakes with Varying Trophy*, Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. sci. biol. 15 (6), 343–347 (1967).
- [17] GLIWICZ, Z. M., *The Use of Anaesthetizing Substance in Studies on the Food Habits of Zooplankton Communities*, Ekol. Pol. ser. A 16 (13), 279–295 (1968).
- [18] GLIWICZ, Z. M., *The Share of Algae, Bacteria and Trypton in the Food of the Pelagic Zooplankton of Lakes with Various Trophic Characteristics*, Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. sci. biol. 17 (3), 159–165 (1969).
- [19] GLIWICZ, Z. M., *Studies on the Feeding of Pelagic Zooplankton in Lakes with Varying Trophy*, Ekol. Pol. Ser. A 17, 663–708 (1969).
- [20] GLIWICZ, Z. M., *Calculation of Food Ration of Zooplankton Community as an Example of Using Laboratory Data for Field Conditions*, Pol. Arch. Hydrobiol. 17 (30), 169–175 (1970).
- [21] GOSSLER, O., *Funktionsanalysen am Räderorgan von Rotatorien durch optische Verlangsamung*, Öst. Zool. Z. 2, 568–584 (1950).
- [22] GROBE, D., *Mehrjährige Untersuchungen am Zooplankton des Sempachersees*, Rev. suisse Zool. 65, 1–93 (1958).
- [23] GROBE, D., und LACOSTE, V., *Veränderungen beim Crustaceenplankton des Sempachersees zwischen 1950 und 1970, insbesondere bei Cyclopiden*, Rev. suisse Zool. 79, 999–1015 (1972).
- [24] HALBACH, U., *Das Zusammenwirken von Konkurrenz und Räuber-Beute-Beziehung bei Rädertieren*, Verh. Dt. Zool. Ges. Suppl. Bd. 33, 72–79 (1969).
- [25] HALBACH, U., *Einfluss der Temperatur auf die Populationsdynamik des planktischen Rädertiers Brachionus calyciflorus*, Oecologia (Berl.) 4, 176–207 (1970).
- [26] HEUSCHER, J., *Der Sempachersee und seine Fischereiverhältnisse*, Schweiz. Fischereiztg. 3, Beilage 17 zu Nr. 2, 163–213 (1895).
- [27] HILLBRICHT-ILKOWSKA, A., GLIWICZ, Z. M., und SPODNIEWSKA, J., *Zooplankton Production and some Trophic Dependences in the Pelagic Zone of Two Masurian Lakes*, Verh. int. Ver. Limnol. 16, 432–440 (1966).
- [28] HILLBRICHT-ILKOWSKA, A., und POURRIOT, R., *Production of Experimental Populations of Brachionus calyciflorus Pallas (Rotatoria), Exposed to the Artificial Predation of Different Rates*, Pol. Arch. Hydrobiol. 17 (30), 241–248 (1970).
- [29] HUBER-PESTALOZZI, G., *Das Phytoplankton des Süßwassers*, Teil 1–5 in: *Die Binnengewässer*, Bd. 16 (E. Schweizerbartsche Verlagshandlung 1938–1961).
- [30] JAERNEFELT, H., *Plankton als Indikator der Trophiegruppen der Seen*, Ann. Acad. Sci. fenn. Ser. A4, 1–29 (1952).
- [31] JAUSSE, R., *Untersuchungen am Zooplankton des Sempachersees von März bis August 1972 und Vergleich der Ergebnisse mit denjenigen der Jahre 1969 und um 1950*, Diplomarbeit Zoologisches Institut Basel, unveröffentlicht (1972).
- [32] KOLISKO, A., *Über die Nahrungsaufnahme bei Anapus testudo (Chromogaster testudo Laterborn)*, Int. Rev. Hydrobiol. 37, 296–305 (1938).
- [33] KUTSCHKE, J., *Die thermischen Verhältnisse im Zürichsee zwischen 1937 und 1963 und ihre Beeinflussung durch meteorologische Fakten*, Vjschr. Naturf. Ges. Zürich, 111 (1), 47–124 (1966).
- [34] METZGER, M., *Untersuchungen an den pelagischen Bodenseerotatorien 1963*, unveröffentlichtes Manuskript des limnologischen Instituts der Univ. Freiburg i.Br. (1967).

- [35] NAUMANN, E., *Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons, II (Copepoden und Rotatorien)*, Lunds Univ. Arsskr. [N.F.] 19, 3–17 (1923).
- [36] NAUWERCK, A., *Zur Bestimmung der Filtrierate limnischer Planktontiere*, Arch. Hydrobiol. Suppl. 25, Falkau Schr. 4 (1), 83–101 (1959).
- [37] NAUWERCK, A., *Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken*, Symb. bot. upsal. 77 (5), 1–163 (1963).
- [38] NIPKOW, F., *Die Gattung Polyarthra Ehrenberg im Plankton des Zürichsees und einiger anderer Schweizer Seen*, Schweiz. Z. Hydrol. 14 (1), 135–181 (1952).
- [39] NIPKOW, F., *Die Rädertiere des Zürichsees und ihre Entwicklungsphasen*, Schweiz. Z. Hydrol. 23 (2), 398–461 (1961).
- [40] PASCHER, A., *Die Süßwasserflora*, H. 4, Volvocales (Gustav-Fischer-Verlag, Jena 1927).
- [41] PAVONI, M., *Die Bedeutung des Nannoplanktons im Vergleich zum Netzplankton*, Schweiz. Z. Hydrol. 15 (2), 219–341 (1963).
- [42] PAVONI, M., *Beziehungen zwischen Biomasse und Stickstoffgehalt des Phytoplanktons und die daraus ableitbare Anwendung der Bestimmungsmethoden für die Praxis*, Schweiz. Z. Hydrol. 31 (1), 110–127 (1969).
- [43] PEJLER, B., *Introgression in Planktonic Rotatoria with some Points of View on its Causes and Conceivable Results*, Evolution 10 (3), 246–261 (1955).
- [44] PEJLER, B., *On Variation and Evolution in Planktonic Rotatoria*, Zool. Bidr. Upps. 32, 1–66 (1957).
- [45] PEJLER, B., *Taxonomical and Ecological Studies on Planktonic Rotatoria from Northern Swedish Lapland*, Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. Ser. 4, 6 (5), 1–68 (1957).
- [46] PEJLER, B., *Taxonomical and Ecological Studies on Plankton Rotatoria from Central Sweden*, Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. Ser. 4, 6 (7), 1–52 (1957).
- [47] PERRET, P., *Untersuchungen über die Bodenfauna des Litorals im eutrophierenden Sempachersee*, Schweiz. Z. Hydrol. (im Druck).
- [48] POURRIOT, R., *Sur la nutrition des Rotifères à partir des algues d'eau douce*, Hydrobiologia 9 (1), 50–59 (1957).
- [49] POURRIOT, R., *Utilisation des Algues brunes unicellulaires pour l'élevage des Rotifères*, C. r. Acad. Sci. Paris 256, 1603–1605, (1963).
- [50] POURRIOT, R., *Recherches sur l'écologie des Rotifères*, Vie milieu Suppl. 21, 1–224 (1965).
- [51] POURRIOT, R., *Quelques Trichocerca (Rotifères) et leurs régimes alimentaires*, Ann. Hydrobiol. 1 (2), 155–171 (1970).
- [52] POURRIOT, R., und DELUZARCHES, M., *Recherches sur la biologie des Rotifères, II. Influence de la température sur la durée du développement embryonnaire et post-embryonnaire*, Ann. Limnol. 7 (1), 25–52 (1971).
- [53] POURRIOT, R., und HILLBRICHT-ILKOWSKA, A., *Recherches sur la biologie de quelques Rotifères planctoniques*, Bull. Soc. Zool. France 94 (1), 111–118 (1969).
- [54] RUTTNER, F., *Das Plankton des Lunzer Untersees, seine Verteilung in Raum und Zeit während der Jahre 1908–1913*, Int. Rev. ges. Hydrobiol. 23, 1–138 (1930).
- [55] RUTTNER, F., *Limnologische Studien an einigen Seen der Ostalpen*, Arch. Hydrobiol. 32, 167–319 (1937).
- [56] RUTTNER, F., *Grundriss der Limnologie*, 3. Aufl. (Verlag Walter de Gruyter u. Co., Berlin 1962), S. 332.
- [57] RUTTNER-KOLISKO, A., *Über das Auftreten unbefruchteter «Dauereier» bei Anuraea aculeata (Keratella hiemalis)*, Öst. zool. Z. 1, 179–191 (1946).
- [58] RUTTNER-KOLISKO, A., *Zum Formwechsel und Artproblem von Anuraea aculeata (Keratella quadrata)*, Hydrobiologia 1, 425–468 (1949).
- [59] SCHEGG, E., *Beziehungen zwischen Planktonentwicklung und Bakterien im Vierwaldstättersee und Rotsee*, Schweiz. Z. Hydrol. 30 (2), 289–296 (1968).
- [60] SCHEGG, E., *Produktion und Destruktion in der trophogenen Schicht*, Schweiz. Z. Hydrol. 33, (2), 425–532 (1971).
- [61] SCHINDLER, D.W., und NOVEN, B., *Vertical Distribution and Seasonal Abundance of Zooplankton in Two Shallow Lakes of the Experimental Lakes Area (Northwestern Ontario)*, Fish. Res. Board Can. 28, 245–256 (1971).

- [62] SCHWERDTFEGER, F., *Demökologie*, Bd. 2. (Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1968), S. 448.
- [63] SCHWÖRBEL, J., *Methoden der Hydrobiologie*, Kosmos-Reihe (Franckhsche Verlagshandlung Stuttgart 1966), S. 207.
- [64] SCHWÖRBEL, J., *Einführung in die Limnologie*, UTB Nr. 31 (Gustav-Fischer-Verlag, Stuttgart 1971), S. 170.
- [65] SKUJA, H., *Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Schweden*, Symb. bot. upsal. 9 (3), 399 (1948).
- [66] SKUJA, H., *Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton schwedischer Binnengewässer*, Nova act. Regiae soc. sci. upsal. Ser. 4, 16 (3), S. 404 (1956).
- [67] STADELMANN, P., *Stickstoffkreislauf und Primärproduktion im mesotrophen Vierwaldstättersee (Horwer Bucht) und im eutrophen Rotsee, mit besonderer Berücksichtigung des Nitrats als limitierenden Faktors*, Schweiz. Z. Hydrol. 33 (1), 1–65 (1971).
- [68] THEILER, A., *Beiträge zur Planktonkunde des Sempacher- und Baldeggersees*, Mitt. Naturf. Ges. Luzern 7, 1–48 (1917).
- [69] UTERMÖHL, H., *Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik*, Int. Ver. theor. angew. Limnol. Mitt. Nr. 9, S. 38 (1958).
- [70] VOIGT, M., *Rotatoria*, I: Textband, II: Tafelband (Gebrüder Borntraeger, Berlin-Nikolassee 1956/57).
- [71] WESENBERG-LUND, C., *Contributions to the Biology of the Rotifera. 2. The Periodicity and Sexual Periods*, K. danske Vidensk. Selsk. nat. math. Afd. Raekke 9, 2 (1), S. 230 (1930).
- [72] WIKTOR, K., *Seasonal Modifications in Fertility of Rotifera Species*, Pol. Arch. Hydrobiol. 15, 9–22 (1968).
- [73] ZÜLLIG, H., *Beobachtungen über zunehmende Eutrophierung des Sempachersees*, Plan, Schweiz. Z. Landes-, Regional- u. Ortsplanung 3, 100–103 (1958).
- [74] ZIMMERMANN, U., *Ökologische und physiologische Untersuchungen an der planktischen Blaualge Oscillatoria rubescens D.C., unter Berücksichtigung von Licht und Temperatur*, Schweiz. Z. Hydrol. 31 (2), 1–58 (1969).

Adresse des Autors

Dr. Ch. Zimmermann, Rebenstrasse 4a, CH-8280 Kreuzlingen.

LEBENS LAUF

Als Sohn des Hermann Zimmermann, Ing. agr. ETH, aus Mühledorf SO, wohnhaft in Küttigkofen SO, und der Gertrud Zimmermann, geborene Krauchthaler, wurde ich am 3. August 1943 in Solothurn geboren. Ich durchlief die Primar- und Bezirksschule in den Nachbardörfern und trat anschliessend in die Kantonsschule Solothurn ein, wo ich im Herbst 1963 an der Handelsabteilung die Maturität Typ D bestand. Im Wintersemester 1964 begann ich an der Universität Basel das Zoologiestudium mit den Nebenfächern Botanik, Chemie und Mikrobiologie. 1969 besuchte ich am Limnologischen Institut der Universität Freiburg i. Br. in Freiburg und Falkau (Schwarzwald) Vorlesungen und Praktika. Im November 1970 habe ich Marianne Müller aus Therwil BL geheiratet.

Ich besuchte Vorlesungen und Praktika bei den folgenden Herren Professoren und Dozenten: H. ERLNMEYER, S. FALLAB, P. FIORONI, E. FLÜCKIGER, T. A. FREY-VOGEL, M. GEIGER-HUBER, R. GEIGY, C. G. HONEGGER, E. LANG, H. LÖFFLER, M. MONNIER, H. NÜESCH, A. PORTMANN, M. REIFF, R. SCHENKEL, P. SCHMID, H. SEILER, D. SENN, R. A. STAMM, CH. TAMM, H. ZOLLER. Die Dissertation entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. R. Geigy.

